Série A, n° 4371
N° d'ordre: 5221

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques GERVET

Première thèse. — La ponte et sa régulation dans la société polygyne de « Polistes gallicus » L. (Hymén. Vesp.).

Deuxième thèse. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 janvier 1965 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ ..... *Président.*
POSSOMPÈS ..... } *Examinateurs.*
BERGERARD ..... }

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1964

Série A, n° 4371
N° d'ordre: 5221

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques GERVET

Première thèse. — La ponte et sa régulation dans la société polygyne de « Polistes gallicus » L. (Hymén. Vesp.).

Deuxième thèse. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 janvier 1965 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ ..... *Président.*
POSSOMPÈS ..... } *Examinateurs.*
BERGERARD ..... }

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1964

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen ..... M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
PRENANT	T	Anat. et Histol. comp.
GRASSÉ	T	Evol. des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
WYART	T	Minéralogie et cristallogr.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie végétale (Orsay).
P. AUGER	T	Physique quant. et relat.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E. N. S.).
H. CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du Globe.
Mlle COUSIN	T	Biol. animale (S.P.C.N.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
P. DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique (E. N. S.).
EPHRUSSI	T	Génétique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.) et sédimentologie (Orsay).
GAUTHERET	T	Biol. végét. (P. C. B.).
R. LUCAS	T	Recherches physiques.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
M. MORAND	T	Enseign. de physique.
SOLEILLET	T	Physique (P. C. B.).
FORTIER	T	Mécan. expér. des fluides.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Botanique.
DE CUGNAC	T	Biol. végét. (S. P. C. N.).
Mlle CAUCHOIS	T	Chimie physique.
THELLIER	T	Physique du Globe.
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).
GRIVET	T	Radio-Electricité (Orsay).
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromolécul.
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
JUNG	T	Géologie.
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique.
WIEMANN	T	Chimie org. et structur.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et phys. céleste (Orsay).
VASSY	T	Physique de l'atmosph.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOCART	T	Minéralogie et cristallogr.
J.-P. MATHIEU	T	Physique (Optique).
COUTEAUX	T	Cytologie.
MAY	T	Zoologie (Orsay).
CHOQUET	T	Théor. des fonctions et topologie.
FELDMANN	T	Biologie végétale marine.
GUINIER	T	Physique des solides (Orsay).
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des probabilités et physique mathémat.
SCHWARTZ	T	Calc. diff. et intégr.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation (Tech. aéron.).
BRELOT	T	Calcul diff. et intégral.
NORMANT	T	Synthèse organ. générale.
BÉNARD	T	Chimie minérale.
BUVAT	T	Botanique (E. N. S.).
DUGUÉ	T	Statistiques mathémat.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ULRICH	T	Physiol. végétale appliq.
MARÉCHAL	T	Optique théor. et appl.
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
Mlle LE BRETON	T	Physiol. de la nutrition.
LELONG	T	Application de l'analyse a la géométrie.
DEVILLERS	T	Anat. et histol. comp.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD	T	Géogr. phys. et géol. dyn.
GODEMENT	T	Mathématiques (M. G. P.).
PISOT	T	Technique mathématique de la physique.
E. ROCH	T	Géologie.
SCHATZMANN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Géologie générale.
ZAMANSKY	T	Mathémat générales.
LENNUIER	T	Physique (M. G. P.).
RIZET	T	Génétique (Orsay).
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
Mme TONNELAT	T	Physique théorique.
DIXMIER	T	Mathématiques (M. P. C.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Electrotech. génér.
BRUSSET	T	Chimie systématique.
M. LÉVY	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX	T	Chimie biologique.
Mme HUREL-PY	T	Biol. végétale (P. C. B.).
PIAUX	T	Chimie (M. P. C.).
BRUN	T	Mécan. théor. des fluides.
LEDERER	T	Chimie biolog. (Orsay).
Mme DUBREIL	T	Mathématiques (Agrég.).
Mme LELONG	T	Mathémat. II (E. N. S.).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T	Physique électricité.
J.-E. DUBOIS	T	Chimie organique
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).
A. MICHEL	T	Chimie minér. (Orsay).
OLMER	T	Energétique générale.
ROUAULT	T	Electricité (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T	Chimie physique.
BROSSEL	T	Physique atomique.
BUSER	T	Physiologie comparée.
CAMUS	T	Physiol. végétale (Orsay).
CASTAING	T	Phys. II Thermo (Orsay).
CURIEN	T	Minéral. et cristallogr.
MOYSE	T	Physiol. végét. (Orsay).
NOIROT	T	Evolut. des Etres organ.
PANNETIER	T	Chimie générale.
POSSOMPÈS	T	Zoologie.
PULLMANN	T	Chimie quantique.
TEILLAC	T	Physique nucl. et radioactivité (Orsay).
TONNELAT	T	Biol. phys.-chim. (Orsay).
VILLE	T	Econométrie.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).
DODÉ	T	Chimie (Orsay).
FREYMANN	T	Recherches physiques.

Guinochet	T	Biol. vég. (S. P. C. N.) (Orsay).
Rollet	T	Chimie minérale.
Mlle Josien	T	Chimie (S. P. C. N.).
Chevalley	T	Géométr. algébr. et théor. des groupes.
Arnoult	T	Electronique (Orsay).
Chapelle	T	Physique I (Orsay).
Delange	T	Mathématiques I (Orsay).
Deny	T	Mathémat. gén. (Orsay).
Germain	T	Mécan. théor. des fluides.
G. Lucas	T	Géologie.
Allard	T	Chimie physique.
Berthelot	T	Phys. des particules fond. (Orsay).
Bricart	T	Météorologie et phys. de l'atmosphère.
Mme Albe-Fessard	T	Psychophysiologie.
Friedel	T	Phys. des solides (Orsay).
M. Julia	T	Etudes des moléculaires naturelles complexes.
Lender	T	Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).
Magat	T	Physico-chimie des radio-éléments.
Mlle Quintin	T	Electrochimie.
Monod	T	Chimie du métabolisme.
Benoit	T	Physiol. animale (Orsay).
De Possel	T	Analyse numérique.
Charlot	T	Chimie analytique.
Lémée	T	Ecologie végétale (Orsay).
Guérin	T	Chimie (M. P. C.) (Orsay).
M. Chatelet	T	Chimie (P. C. B.).
Jean	T	Physique nucléaire (Orsay).
Mattler	T	Physique (S. P. C. N.)
Bergerard	T	Zoologie (Orsay).
Bertein	T	Electronique (Orsay).
Bouissières	T	Radiochimie.
Mme Couture	T	Thermodynam. et mécan. physique.
Ellenberger	T	Géol. des grandes régions du globe.
Franc	T	Biol. animale (P. C. B.).
Schnell		Botanique tropic. (Orsay).
Stolkowski	T	Physiologie végétale.
Acher	T	Chimie biologique.
Baudoin		Biol. animale (P. C. B.).
Beaumont		Biol. animale (S.P.C.N.).
Blamont	T	Géophys. Ionosphère.
Bourreau	T	Botanique.
D. Curie		Physique (M. G. P.).
Durand-Delga	T	Géologie.
Fréon	T	Chimie organ. (Orsay).
Heller	T	Physiologie végétale.
Tortrat	T	Calcul des probabilités.
Cailleux	T	Géologie (S. P. C. N.).
Magnan	T	Physique (S. P. C. N.).
Daudel	T	Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
Mlle Fourcroy		Biol. végét. (S. P. C. N.).
Mme Choquet-Bruhat	T	Méc. Analytique et Méc. céleste.
Mlle Veil	T	Physiologie générale.
Lwoff	T	Microbiologie.
Siestrunck	T	Mécan. Phys. et Expérim.
Lacombe	T	Métallurgie des métaux Nucléaires (Orsay).
Brochart	T	Physique (P. C. B.) (Orsay).
Cabannes	T	Mécanique générale.
Lesieur	T	Mathématiques I (Orsay).
Mazet	T	Mécanique gén. (Orsay).
Caire		Géographie phys. et Géol. Dynamique.
Comolet	T	Mécanique des Fluides.
Coraboeuf	T	Physiol. Animale (Orsay).
Delloue		Physique de l'exosphère.
Gorenflot		Botanique II (Orsay).
Houillon		Biol. animale (P. C. B.).
J. Jullien		Chimie (S.P.C.N.) (Orsay).
Malgrange	T	Tech. Math. de la phys. (Orsay).
Olivier		Anthropologie.
Nozéran	T	Botanique II (Orsay).
Blanc-Lapierre	T	Phys. (E. N. S.) (Orsay).
Chevaugeon	T	Botanique (Orsay).
Kahane	T	Mathématiques (Orsay).
Samuel	T	Mathémat. (E. N. S. fém.).
Kourganoff	T	Astronomie (Orsay).
Thiry	T	Mécanique céleste.
Abeles		Physique (S. P. C. N.).
Amat	T	Physique (P. C. B.).
Auboin	T	Géologie.
Mme Benoit-Gueutal	T	Phys. nucl. et radio-act. (Orsay).
Bougis		Biologie marine (Villefranche-sur-Mer).
Bruhat	T	Mathématiques (M. P. C.).
Brunn	T	Géol. histor. (Orsay).
Chabbal	T	Phys. (M. G. P.) (Orsay).
Deheuvels	T	Mathématiques propé.
D'Espagnat	T	Physique théor. (Orsay).
Furon	T	Géologie (S. P. C. N.).
Mme Gans	T	Génétique.
Geneves		Biologie végét. (P. C. B.).
Guilbert		Phys. (C. U. S. Orléans).
Hupe	T	Pétrographie.
Hollande	T	Biologie générale.
Lions	T	Analyse numérique.
Maitte	T	Chimie (P. C. B.).
Meyer		Physique propédeutique.
Nicolas		Géologie appliquée.
Panigel		Biologie générale.
Ravier		Pétrographie.
Roseau	T	Méc. théor. des fluides.
Roubine	T	Electronique.
Silber	T	Chimie (P. C. B.).
Uebersfeld	T	Electronique.
Yvon	T	Théories physiques.
Hervé	T	Mathématiques.
Néron	T	Math. (M. P. C.) (Orsay).
Mme Pecker-Wimel	T	Astrophysique.
Balkansky	T	Physique (M. P. C.).
Le Corre	T	Electricité.
Delcroix	T	Physique théor. (Orsay).
Gourdin		Phys. théor. des hautes énergies (Orsay).
Lehmann	T	Phys. exp. des hautes énergies (Orsay).
Nataf	T	Physique nucl. et radio-activité (Orsay).
Echalier		Biologie anim. (P. C. B.).
Barraud		Physiologie cellulaire.
Lioret		Physiol. végét. (Orsay).
Dars		Géologie struct. et géol. appliquée.
Camefort	T	Botanique (agrégation).
Vichniewsky	T	Mécanique industrielle.
Blaquière		Electronique (Orsay).
Arnous	T	Physique théorique.
Tatibouet		Chimie (C. S. U. Orléans).
Malliavin	T	Mathémat. propé. (Orsay).
Gaudemar		Chimie propédeutique.
Perez y Jorba		Phys. exp. des hautes énergies (Orsay).
David	T	Chimie (Agrég. Orsay).
Brousse	T	Mécanique théorique.

Secrétaire général ..... R. Poullain.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534911_0108

Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.
12e Série, Tome **VI**, pp. 601-778.

LA PONTE ET SA RÉGULATION DANS LA SOCIÉTÉ POLYGYNE DE *POLISTES GALLICUS* L.

(HYMÉNOPTÈRE VESPIDÉ)

Par Jacques GERVET

SOMMAIRE

Avant-Propos 603

Introduction 604

Chapitre premier. — Influence des facteurs externes sur la ponte 617

I. — La température et l'alimentation de l'imago 617

II. — Facteurs éthologiques 631

Chapitre II. — Relations entre ponte et activités reproductrices 644

Chapitre III. — Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte 649

I. — Description des phénomènes 649

II. — Analyse élémentaire du comportement de ponte 651

III. — Synthèse. Déroulement de la phase de ponte 663

Chapitre IV. — La monogynie fonctionnelle. Données préliminaires 668

Chapitre V. — Etude des relations sociales dans la société polygyne 675

I. — Description des contacts sociaux. Notion de dominance 676

II. — Activité ovarienne et intensité du comportement de dominance 689

III. — Effets de divers facteurs sur la formation et le maintien d'une hiérarchie sociale 696

IV. — Inversion des relations de dominance 704

V. — Essai d'analyse des relations sociales 707

Appendice. Comparaison avec les phénomènes observés chez les Vertébrés .. 713

Chapitre VI. — Rôle des facteurs indirects dans le mécanisme de la régulation monogynique 715

Chapitre VII. — Etude de l'effet de groupe 724

I. — Etude de trois cas fondamentaux : la société diggne, la société pliogyne, la Guêpe seule 726

II. — Etude générale de l'effet de groupe 743

III. — Interprétation et discussion 757

Chapitre VIII. — Mécanisme de la monogynie fonctionnelle 765

Conclusions générales 769

Bibliographie 772

AVANT-PROPOS

En 1954, M. le Pr P.-P. Grassé, Membre de l'Institut, a bien voulu m'accueillir au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, à Paris. Je lui exprime ma profonde gratitude pour cette marque de confiance ainsi que pour son aide; son enthousiasme communicatif, ses remarques pertinentes et l'esprit qu'il a communiqué à son équipe m'ont été d'un grand secours tout au long de mon travail.

M. Ed.-Ph. Deleurance, Directeur de Recherche au C. N. R. S., après m'avoir proposé mon sujet de thèse, n'a cessé de m'assister de ses suggestions, de ses critiques, voire de sa collaboration matérielle. C'est à lui, en tout premier lieu, que je dois ma formation de chercheur et, notamment, il n'a pas ménagé ses efforts pour m'inculquer le goût de l'expérience bien faite et... la patience. Si ce travail a quelque valeur, une grande part du mérite lui en revient.

Mon admission au Centre National de la Recherche Scientifique m'a permis de me consacrer entièrement à la Recherche. Ce travail à plein temps m'a paru indispensable pour mener à bien des expériences exigeant une grande continuité.

Je tiens à remercier mon collègue et ami H. Durup qui a accepté d'examiner l'étude statistique, Mlle Takashina qui a traduit les publications japonaises, ainsi que tous ceux qui m'ont aidé à titres divers : récolte de matériel, conseils...

Je n'aurai garde d'oublier le personnel technique dont j'ai souvent mis l'amabilité à rude épreuve, tant au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés qu'à la Station Biologique des Eyzies puis à l'Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie, à Marseille. Je remercierai nommément Mlles J. Mazzei et A. Wolff que j'ai accablées d'ingrates besognes de dactylographie.

Mme M. Feuillie, Mlle A. Wolff, MM. J. Gay et A. Strambi se sont partagé les travaux de dessin. Je les en remercie vivement.

Enfin *(the last but not the least)*, j'exprime ma vive reconnaissance envers tous ceux, chercheurs ou techniciens, qui ont su créer dans les divers Laboratoires fréquentés cette atmosphère de sympathie si propice à la recherche scientifique... comme à bien d'autres formes d'activité humaine.

INTRODUCTION

La société de *Polistes gallicus* L. est annuelle, comme celle des autres Vespides indigènes. Le nid, gymnodome, souvent abrité dans une cavité naturelle ou artificielle, mais jamais souterrain, a une taille réduite : d'ordinaire moins de cent alvéoles, parfois plus de trois cents (Berland, 1922), voire près de cinq cents (Pardi, 1940). Le guêpier, peu populeux (exceptionnellement plus de trois cents sujets selon Berland et Grassé, 1951), permet d'observer facilement tous les individus.

Le caractère peu apparent du polymorphisme, l'absence de cellule royale et diverses autres particularités biologiques ont fait considérer la société de Poliste comme un type relativement simple de société supérieure (*cf.* Wheeler, 1926; Le Masne, 1952; Richards, 1955).

RAPPEL DU CYCLE BIOLOGIQUE

La vie imaginale d'une Reine de Vespide comporte deux périodes distinctes : celle de la diapause ovarienne et celle de la vie reproductrice.

Née durant l'été ou au début de l'automne, la future fondatrice *(fondatrice-fille)* participe peu aux activités du guêpier. Ses ovaires sont très réduits. Fécondée aux environs immédiats du nid, cette Guêpe passe l'hiver dans des abris de toutes sortes : lézardes, crevasses de solives, espace entre tuiles, cavités internes d'ornements funéraires (1), etc., en groupes d'importance variable (pouvant compter plus de 100 individus).

Ces amas, généralement constitués d'individus appartenant à la même espèce, contiennent souvent des mâles qui meurent durant l'hiver.

La diapause ovarienne dure en moyenne 6 mois (Deleurance, 1957); l'animal entame ensuite sa vie reproductrice. Quand les conditions externes le permettent, il fonde un nid, pond et élève les premières larves. Vers la fin du printemps apparaissent les premières ouvrières, qui prennent part aussitôt au travail social.

Le guêpier donne rapidement naissance à des sexués, d'abord femelles; les mâles viennent ensuite. Ils peuvent être suivis d'un nouvelle génération de femelles, mélangées d'ouvrières (2).

Vers la fin de l'été ou au début de l'automne, le couvain *abortif* apparaît (Deleurance, 1955) et la société périclite. Seules les futures fondatrices passeront l'hiver. La vie imaginale d'une Reine dure donc un peu plus d'un an, mais la période d'activité reproductrice dépasse rarement 4 ou 5 mois.

(1) Ce dernier biotope semble particulièrement fréquenté.

(2) Dans le Sud de la France, on peut observer des fondations en automne (Deleurance, 1952).

DÉFINITIONS ET BUT DE L'ÉTUDE

Une société d'Hyménoptères comporte typiquement une Reine, qui assume la totalité de la ponte, et un certain nombre d'ouvrières stériles travaillant à l'accroissement du nid et au nourrissement des larves.

En fait, ce schéma théorique ne s'applique pas dans tous les cas. Deux types de variantes se rencontrent principalement :

1° Certaines ouvrières peuvent être fécondes; le cas est connu chez les Guêpes (Marchal, 1896), l'Abeille mellifique, de nombreuses Fourmis...

2° La société peut comporter plusieurs Reines; une telle polygynie a été notée chez les Fourmis, les Guêpes, les Mélipones... Pour nous, la polygynie sera *primaire* si plusieurs sujets collaborent à la fondation du nid (« poliginia di fondazione » pour Pardi); elle sera *secondaire* si elle provient de l'adoption d'un nid déjà habité par une ou plusieurs fondatrices.

Chez *Polistes gallicus* L., la polygynie n'est pas rare; sa fréquence semble varier avec la latitude (Richards, 1955). Le *degré de la polygynie* représente le nombre de fondatrices cohabitant dans un même guêpier; en pratique, on distinguera le cas de la *digynie* (société formée de deux fondatrices seulement) de celui de la *pliogynie* (où les compagnes sont plus nombreuses).

A la différence de la société classique, la société polygyne, du moins à ses débuts, ne comporte que des individus appartenant tous à la même caste. On a recherché si cette homogénéité entraînait une modification secondaire des activités. Etant donnée la signification biologique particulière du guêpier, on s'est tout spécialement attaché à étudier le comportement reproducteur et, notamment, la ponte.

Enfin, on se limite à la société polygyne *jeune*, c'est-à-dire ne contenant encore aucune ouvrière. On note, dans ce cas, l'apparition d'une situation évoquant celle d'une Reine entourée de ses ouvrières : la ponte tend à devenir l'apanage presque exclusif d'une Guêpe appelée *pondeuse principale*; celle-ci, en outre, détruit systématiquement (par *oophagie différentielle*) tous les œufs de ses compagnes appelées *auxiliaires*. Il en résulte que la descendance d'un Guêpier provient d'une femelle unique.

Précisons quelques points de nomenclature :

Nous appelons *guêpier* l'ensemble de la société et du nid qu'elle habite; le couvain *larvaire* comprend les larves n'ayant pas encore filé; les formes contenues dans un cocon constituent le *couvain operculé*; le *couvain éclos* correspond à l'ensemble du *couvain larvaire* et du *couvain operculé*. Une Guêpe est dite *débloquée* quand sa diapause ovarienne a pris fin; elle est *épuisée* quand sa ponte cesse par vieillissement ou usure physiologique.

Lors des dissections, on appelle *œufs* les stades de développement de la lignée *ovocytaire* dont la taille et l'aspect (*in vivo* et à faible grossissement) évoquent ceux d'un œuf qui vient d'être pondu. On n'en a pas fait l'étude cytologique.

La *cadence journalière de ponte* (ou simplement *cadence de ponte*) représente le nombre moyen d'œufs pondus par jour durant la période considérée; nous l'exprimons en œufs par jour (ω/j). La *ponte totale* (ou *fécondité apparente*) correspond au nombre d'œufs pondus durant la vie de l'animal; il n'est pas certain qu'elle indique exactement la *fécondité réelle*, nombre total d'œufs que le fonctionnement normal des ovaires aurait permis de pondre dans des conditions optimales.

Avant d'examiner la société polygyne, il nous a paru indispensable d'étudier la ponte chez le Poliste et les facteurs qui peuvent l'affecter.

Notre travail comprendra donc deux parties :

a) Etude de la ponte et de divers facteurs qui peuvent l'influencer (chap. I, II, III).

b) Etude de la polygynie. On examine l'évolution de la ponte chez les divers membres de la société polygyne (chap. IV *et sq.*).

MÉTHODES D'ÉTUDE

Les animaux sont d'ordinaire récoltés à l'automne et hivernent au laboratoire dans une enceinte à 8°-10° C. Durant leur vie reproductrice, ils sont observés dans des cages d'élevage (dont le modèle est dû à Ed.-Ph. Deleurance) où ils vivent et subissent les expériences.

Quotidiennement, les cages sont éclairées et chauffées durant 7 heures (parfois 6 ou 8) qui constituent le « *jour* »; la « *nuit* » dure donc en général 17 heures. Le maximum de température coïncide avec les dernières heures du « *jour* » (Cf. fig. 1). Durant la « *nuit* » les nids sont généralement enlevés. Enfin, un jour sur sept (environ), les sujets passent la journée entière sans nid et à l'obscurité. On appelle « *jours ouvrables* » ceux durant lesquels les cages sont éclairées.

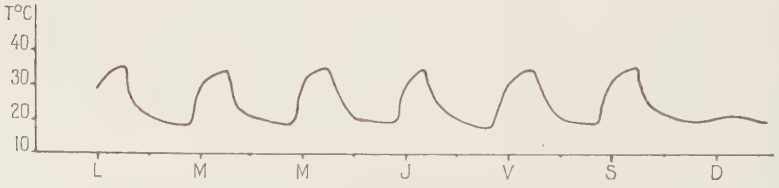


Fig. 1. — *Courbe hebdomadaire de température* (détail d'un exemple).

Légende : *T* : Température.

La figure représente la température enregistrée dans la cage d'élevage; celle qui règne au nid est supérieure de plusieurs degrés.

Sur l'axe des abscisses, on a porté, chaque jour, des repères correspondant à 12 et à 24 heures.

Des coupelles d'eau et de miel sont laissées en permanence dans la cage. En outre, chaque jour, les animaux disposent de proies fraîches, constituées par de jeunes grillons (*G. domesticus* L.) démembrés, dont la tête a été écrasée au préalable.

Enfin, en de nombreux cas, on a cherché à maintenir constants certains éléments du milieu capables d'influencer la ponte; cette précaution s'avère, notamment, indispensable pour l'étude de la ponte en polygynie. On a ainsi été conduit à *figer* l'évolution du guêpier à un stade déterminé où le milieu reste à peu près inchangé. Sauf indications spéciales, les larves sont détruites dès l'éclosion.

L'élevage au laboratoire nous a permis une observation continue, pratiquement impossible dans la nature. *En bien des cas cette observation s'avère indispensable.* Le seul examen du fruit d'une activité laisse rarement discerner son mécanisme. L'observation peut permettre alors de déceler le déterminisme — parfois inattendu — d'un comportement resté énigmatique.

En outre, l'élevage au laboratoire, permettant diverses interventions expérimentales, autorise une meilleure connaissance de la biologie et une maîtrise plus complète de l'environnement (conditions météorologiques, milieu social, couvain, nid, etc.) qui conditionnent étroitement la rigueur de l'analyse.

Le présent travail est le fruit de 6 000 heures d'observation. Les différences dans la technique employée — et notamment l'importance donnée à l'observation *continue* — peuvent expliquer certaines discordances entre nos résultats et ceux d'auteurs antérieurs.

Tout au long de nos recherches, on s'est attaché à séparer les résultats bruts de l'interprétation — provisoire — que nous en donnons. En particulier, quand faire se put, nous avons donné une grande importance aux résultats quantitatifs, expression brute d'une donnée objective; cette préoccupation nous conduisit à multiplier les tableaux de chiffres qui présentent, en outre, l'avantage de fournir des éléments utilisables par d'autres, quelles que soient les hypothèses de travail adoptées.

Les résultats numériques ne doivent cependant jamais être dissociés de l'observation qui — en bien des cas — permet de contrôler leur valeur et d'éliminer certaines interprétations théoriquement concevables.

LA PONTE DU POLISTE

Il est clair qu'un travail consacré à la régulation sociale de la ponte exige une connaissance approfondie des facteurs qui concourent à déterminer la fécondité. La maîtrise de ces facteurs conditionne la rigueur de l'analyse (1). Or, tout au long de notre étude, nous avons

(1) Pardi (1942) ne semble pas avoir soupçonné la véritable importance de ces facteurs. Cette négligence diminue considérablement la valeur probante de ses résultats et affaiblit la portée de ses observations.

buté sur le même obstacle : la difficulté d'apprécier la fécondité d'une Guêpe. Le caractère conjectural de toute mesure fut un handicap constant. Nous avons cherché à en atténuer les effets; nous ne pouvions pas l'effacer.

Sans pouvoir surmonter totalement ces difficultés, on a essayé de connaître les principales caractéristiques de la ponte chez le Poliste. Malgré son caractère approximatif, cette étude préliminaire nous a paru indispensable.

1° La distribution des fécondités dans une population de Polistes gallicus *L.*

Une approximation, à partir d'un lot de 136 fondatrices, nous a permis (Gervet, 1957 *a*) d'en donner l'allure générale pour une population élevée au laboratoire. Trois faits essentiels se dégagent :

a) Les fécondités ne se distribuent pas suivant la loi de Gauss-Laplace : le mode de la distribution correspond à une valeur inférieure à la moyenne.

b) La fécondité moyenne de l'espèce est faible.

c) Les fortes pondeuses sont rares.

On ajoutera que la période de fertilité s'étend rarement au-delà de 3 mois et que le nombre d'œufs pondus par une même Guêpe dépasse exceptionnellement 300. Au cours d'une même journée, il est rare qu'une femelle donne plus de 5 œufs; la valeur extrême observée (une seule fois) fut 9.

La variabilité de la fécondité constatée dans nos élevages tient à des facteurs multiples. Certains sont de nature *externe*; dans d'autres conditions la distribution eût donc été sans doute légèrement différente. Mais nous pensons que la qualité *intrinsèque* de la Guêpe constitue un facteur important, voire fondamental. Cette opinion n'est encore étayée par aucune donnée anatomique ou physiologique indiscutable; elle résulte d'ordinaire d'une interprétation par défaut : quand les facteurs externes connus pour favoriser la ponte restent sans effet, on conclut que la fécondité intrinsèque est faible. Les données, moins précises, recueillies sur le terrain confirment cette manière de voir (Berland, 1922; Deleurance, 1957).

On conçoit que, faute d'une correction adéquate, une telle hétérogénéité rende difficile et incertaine toute interprétation. C'est pourquoi nous avons été amené à *sélectionner* les sujets d'expérience en éliminant les Guêpes très peu fécondes; on peut ainsi aborder l'étude des facteurs externes qui influencent la ponte. Ce faisant, il faut toutefois se garder d'oublier que ces facteurs ne représentent qu'une partie des éléments responsables de l'allure de la ponte dans la société; les particularités de la distribution des fécondités interviennent à chaque instant comme une donnée biologique fondamentale.

En fait, la sélection des Guêpes fécondes se heurte à des difficultés que l'on ne peut toujours surmonter. Celles-ci nous ont conduit à effectuer chaque expérience en plusieurs exemplaires et à utiliser la méthode statistique pour l'interprétation.

Nous n'avons pu relier la fécondité à aucun caractère morphologique aisément discernable. En particulier, la taille n'en constitue pas un bon indice (*cf.* Gervet, 1957 *c*) ; si les animaux de petite taille sont presque toujours peu féconds, on ne peut rien augurer *a priori* de la fécondité des plus grands (1).

La cadence de ponte *initiale* ne saurait indiquer non plus la fécondité réelle d'une Guêpe : la ponte peut cesser brutalement au bout de quelques jours, malgré une forte cadence initiale.

Certaines Guêpes, dont la ponte est dite « à éclipse », cessent de pondre brutalement et reprennent leur ponte après plusieurs jours (voire plusieurs dizaines de jours) d'arrêt. La reprise, sans lien apparent avec le milieu extérieur, n'est d'ordinaire ni complète ni durable.

En quelques cas, pourtant, une « éclipse » précoce (après une ou deux pontes seulement) et prolongée (plus d'un mois) a pu être suivie d'une reprise importante de la ponte. Peut-être l'interruption était-elle liée à une maturation incomplète de l'ovaire. On conçoit, en tout cas, la difficulté de découvrir la signification d'un arrêt de la ponte chez une Guêpe.

2° *La sélection naturelle des reproductrices.*

Une société polygyne observée dans la *nature* ne constitue pas un échantillon au hasard de l'ensemble de la population; deux phénomènes biaisent l'échantillonnage.

a) Le mode d'association n'est pas purement fortuit : une sélection s'opère lors de la constitution de la société polygyne (*cf.* chap. V).

b) La persistance du guêpier est liée à la fécondité des animaux (*cf.* chap. IV).

La polygynie exige un minimum de tolérance entre les sujets; toutes les guêpes ne peuvent pas s'associer chacune à chacune. En outre, la polygynie secondaire, de beaucoup la plus fréquente selon Deleurance (1957), conditionne étroitement l'activité reproductrice de certains animaux incapables de fonder *ab initio* (2).

On notera, enfin, que les guêpiers polygynes formés exclusivement de sujets très peu féconds se disloquent rapidement. Leur faible persistance réduit la proportion de tels guêpiers existant à un instant déterminé.

La situation la plus fréquente correspond donc à une population *hétérogène* comprenant un ou plusieurs sujets incapables d'activité bâtisseuse d'origine interne (3).

(1) Si la taille de l'imago est déterminée par la quantité de nourriture absorbée à l'état larvaire, on doit admettre que celle-ci ne constitue pas le facteur déterminant de la fécondité imaginale; elle ne jouerait que comme un facteur limitant : les Guêpes peu fertiles ne sont pas forcément des Guêpes sous-alimentées.

(2) Quand la population est dense, notamment dans certains biotopes abrités où les territoires de nidification se conservent d'une année sur l'autre (par exemple toitures, cavités internes d'ornements funéraires), la polygynie peut être la règle, même pour les sujets parfaitement capables de fonder *ab initio*.

(3) Si l'un de ces sujets est pondeuse principale, on observe une société où, comme le notait Pardi, les auxiliaires assurent la plus grande partie du travail cartonnier.

3° Cycle journalier de ponte.

Nous appelons *cycle journalier de ponte* la distribution chronologique des pontes au cours de la journée; une observation sommaire suffit à montrer que cette distribution n'est pas uniforme.

Dans la nature, il est difficile de connaître l'horaire de *toutes* les pontes; sa recherche exigerait une observation minutieuse, prolongée et souvent malaisée. Les quelques sondages effectués suggèrent les remarques suivantes :

a) Durant la nuit, les pontes sont rares; les Guêpes sont en général peu actives.

b) Les premières pontes sont très matinales; elles auraient lieu peu après le lever du jour. Les pontes se raréfient ensuite.

Au laboratoire, nous avons étudié l'horaire des pontes au cours du « *jour* » *(cf. supra)* qui dure uniformément 7 heures dans les cas considérés (la « *nuit* » dure donc 17 heures). Le nid est enlevé pendant la « *nuit* » (1). Enfin, les cellules *libres* (cf. *infra*, chap. I) sont toujours abondantes et le couvain ne comporte aucune larve.

Le cycle de ponte ne constituant pas l'objet de notre travail, nous utiliserons les observations faites à propos de diverses expériences. On se bornera à une simple description des phénomènes sans pouvoir, faute d'étude systématique, tenter une analyse rigoureuse.

A. — DISTRIBUTION GLOBALE DES PONTES AU COURS DE LA JOURNÉE

On a relevé, durant l'ensemble de leur vie, l'horaire de toutes les pontes effectuées par 17 sujets, pondeuses principales en digynie. La durée du « jour » est partagée en 7 périodes d'une heure et on étudie la distribution des heures de ponte entre les classes ainsi définies.

Les polygones de fréquence diffèrent fortement d'une Guêpe à l'autre; ces différences paraissent liées aux fécondités respectives des divers sujets. On a donc réparti ceux-ci en trois lots d'après le nombre total d'œufs pondus durant leur vie et on étudie la distribution des classes d'heures de ponte pour chaque lot, considéré comme un individu unique (tableau I).

Pour disposer de données comparables d'un lot à l'autre, on ramène à 100, par une simple règle de trois, le nombre des jours d'observations

(1) Dans la nature, il n'est pas rare qu'une Guêpe passe la nuit hors du nid quand celui-ci est jeune et ne contient que des œufs.

Tableau I. — Distribution globale des pontes au cours de la journée pour trois lots diversement féconds

Lot.	Lot A							Lot B							Lot C						
Distribution brute.	255	242	103	66	72	58	54	120	144	83	48	40	40	54	44	31	24	14	6	28	22
$\frac{I}{II}$.	2,92							2,35							1,68						
Nombre total de pontes.	850							529							169						
Nombre total de jours d'observation.	245							257							115						
CPo	3,5							2,1							1,5						
Distribution pour 100 œufs.	30	28,5	12,1	7,8	8,5	6,8	6,4	22,7	27,2	15,7	9,1	7,6	7,6	10,2	26	18,3	14,2	8,3	3,6	16,6	13
Distribution pour 100 jours.	104,1	98,8	42	26,9	29,4	23,7	22	46,7	56	32,3	18,7	15,6	15,6	21	38,3	27	20,9	12,2	5,2	24,3	19,1

Légende :

Lot : Le lot A contient 6 Guêpes dont la ponte totale dépasse 100 œufs par individu; le lot B, 7 dont la ponte est comprise entre 60 et 100 œufs et le lot C, 4 qui ont pondu moins de 60 œufs.

Distribution brute : C'est la distribution, dans les sept classes, de toutes les pontes observées.

$\frac{I}{II}$: Coefficient de dissymétrie (*cf.* texte).

Nombre total de pontes : C'est le total des pontes effectuées par l'ensemble des Guêpes du lot considéré.

Nombre total de jours d'observation : C'est le total des nombres de jours où chaque Guêpe du lot est observée.

CPo : Cadence moyenne de ponte pour le lot; c'est le quotient des deux valeurs précédentes.

Distribution pour 100 œufs : Pour déterminer la distribution chronologique de 100 pontes, on divise l'effectif de chaque classe par le nombre total de pontes et on multiplie par 100.

Distribution pour 100 jours : Pour déterminer la distribution des heures de pontes durant 100 jours, on divise l'effectif de chaque classe par le nombre total de jours d'observation et on multiplie par 100.

Les distributions des pontes au cours de la journée diffèrent notablement d'un lot à l'autre. Ainsi l'avant-dernière ligne montre que, pour le lot A, près de 60 % des œufs sont pondus durant les deux premières heures; cette proportion tombe à 50 % pour le lot B et à un peu moins de 45 % pour le lot C. Les Guêpes très fécondes ont pondu en moyenne plus tôt au cours de la journée que les Guêpes peu fécondes.

La dernière ligne montre que pour une durée uniforme de 100 jours le nombre de pontes effectuées par les divers lots pendant les deux dernières heures de la journée varie peu (respectivement 45,7, 36,6 et 43,4), au contraire du nombre d'œufs pondus au début de la journée. La déformation des polygones de fréquence provient donc avant tout d'une variation dans les pontes effectuées au début de la journée.

(tableau I, dernière ligne); on dresse alors les polygones de fréquence pour chaque lot (fig. 2).

Le tableau I et la figure 2 suggèrent plusieurs remarques :

— *La distribution chronologique des pontes dans la journée est fortement dissymétrique;* elles sont plus nombreuses durant les premières heures.

— *La forme du cycle journalier est liée à la fécondité de l'animal.* Les Guêpes très fécondes présentent un cycle de ponte plus fortement dissymétrique.

Nous avons mesuré la dissymétrie par le rapport du nombre des œufs pondus durant la première moitié du « jour » au nombre de ceux qui sont pondus ensuite. Cet indice, que nous appelons *coefficient*

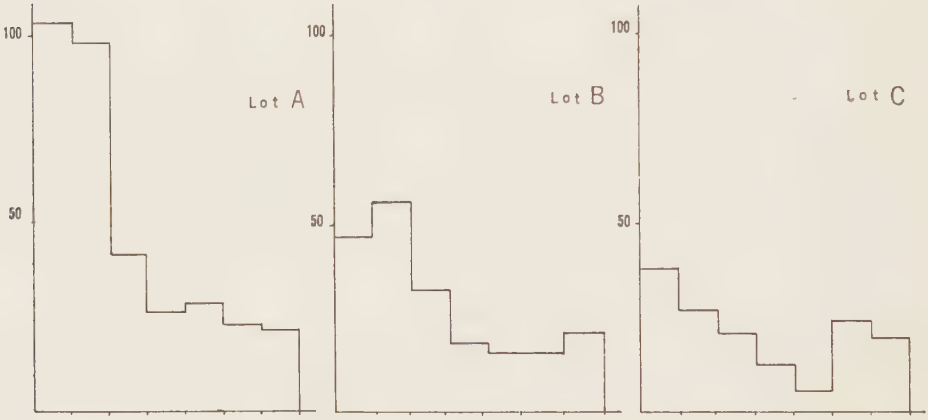


Fig. 2. — *Distribution des pontes au cours de la journée, pour une période de cent jours* (d'après le tableau I).

Légende : *cf.* tableau I.

Ces polygones de fréquence sont dressés d'après la dernière ligne du tableau I. Les Guêpes très fécondes (lot A) tendent à concentrer leurs pontes dans la première moitié de la journée. Chez les sujets peu féconds (lot C), les pontes sont moins inégalement réparties dans les deux moitiés; de plus, le polygone de fréquence présente un maximum relatif dans les dernières heures.

Enfin, le passage du type de diagramme A au type C provient surtout de la disparition d'un grand nombre de pontes situées au début de la journée; durant les dernières heures, les Guêpes peu fécondes ont pondu presque autant que les Guêpes très fécondes.

de dissymétrie est noté I/II; sa valeur va en décroissant du lot A (Guêpes ayant pondu plus de 100 œufs) au lot C (Guêpes ayant pondu moins de 60 œufs).

L'étude détaillée, faite en considérant individuellement les 17 animaux (tableau II), a montré entre fécondité et coefficient de dissymétrie une corrélation extrêmement significative (au seuil de $P = 0{,}01$, on a $0{,}43 < r < 0{,}93$).

— *La déformation du cycle journalier, quand la fécondité varie, est liée surtout à la variation du nombre des pontes effectuées au début*

Tableau II. — Ponte totale et coefficient de dissymétrie

♀	$Rtga_5$	Rtg	$Rtga_4$	Rtd	Ra_1	$Rtda_5$	$Rtga_2$	$Rtga_3$	$Rtga_2$	Ra_2	Rtg	$Rtga_2$	$Rtaa_3$	$Rtga_4$	Ra_2	$Rtaa_2$	$Rtda_1$
Po	256	163	139	128	114	106	98	91	87	76	67	60	60	49	46	45	41
$\frac{I}{II}$	6,30	2,00	4,25	4,29	2,26	2,53	2,47	2,37	2,62	3,19	1,85	3,00	1,93	1,45	2,46	1,69	1,41

Légende :

♀ : Matricule de la Guêpe considérée. — *Po* : Nombre d'œufs pondus durant l'ensemble de la vie reproductrice. — $\frac{I}{II}$: Coefficient de dissymétrie.

On voit que le coefficient de dissymétrie est en moyenne plus fort chez les animaux très féconds. Le calcul indique une corrélation significative entre le coefficient et le nombre d'œufs pondus durant l'ensemble de la vie.

Calcul de la corrélation.

	Po	$\frac{I}{II}$
Somme	1 626	4 607
Somme des carrés	47 662	247 194
Somme des produits	86 396	

$$r = \frac{86\,396}{\sqrt{47\,662 \times 247\,194}} = 0{,}80.$$

Calcul de l'intervalle de confiance au seuil de $P = 0{,}01$.

Il se fait à l'aide du coefficient z de Fischer.

$z = 1{,}10$ Ecart-type de la distribution des z : $\frac{1}{\sqrt{N-3}} = 0{,}25$.

Demi-étendue de l'intervalle de confiance au seuil de $P = 0{,}01$: $2{,}58\,\sigma = 0{,}64$.
On a donc : $0{,}46 < z < 1{,}74$;
soit : $0{,}43 < r < 0{,}94$.

de la journée. Ainsi, le nombre d'œufs pondus par les trois lots (tableau I) durant les deux dernières heures de la journée diffère assez peu, et d'une manière non liée à la fécondité totale : en 100 jours, on a noté respectivement 45,7 œufs (lot A), 36,6 (lot B) et 43,4 (lot C). Durant les deux premières heures, les nombres correspondants sont respectivement 202,9 œufs (lot A), 102,7 (lot B) et 65,3 (lot C).

— *Le cycle journalier de ponte chez une Guêpe peu féconde peut prendre une forme nettement bimodale;* le premier mode correspond aux premières heures et le second, bien visible dans *certains* polygones de fréquence individuels, se place après la mi-journée. La fréquence et la signification de cette bimodalité sont mal connues.

B. — ÉTUDE DES DIVERSES PONTES

On appelle *latence de démarrage* la durée qui sépare le début du « jour » et la première ponte et *intervalles* (de rangs I, II) les durées qui séparent deux pontes consécutives (1re et 2e ponte, 2e et 3e ponte...). Pour chaque Guêpe de façon quelque peu arbitraire — nous groupons les « durées » brutes observées selon deux critères : la ponte journalière totale (nombre d'œufs pondus dans la journée) et le rang de l'intervalle considéré.

L'étude a été faite sur 10 sujets, pondeuses principales dans des sociétés digynes.

*1° **Variations individuelles.*** — Une étude statistique (par le coefficient F de Snedecor) montre que, pour une même valeur de la ponte journalière totale, les latences de démarrage et les durées moyennes des divers intervalles ne diffèrent pas significativement d'un individu à l'autre. Dès lors, dans ce qui suit, nous grouperons en un échantillon unique les valeurs observées chez les divers sujets; on considérera que les résultats valent pour l'ensemble de la population.

Ainsi les différences entre individus, importantes si l'on compare les distributions globales des pontes au cours de la journée, ne sont plus significatives dès lors qu'on a soin de ne comparer que des intervalles de mêmes rangs pour une même valeur de la ponte journalière.

*2° **Durées des divers intervalles.*** — Nous allons maintenant étudier la latence de démarrage et la durée des intervalles dans les divers cas possibles.

Plusieurs résultats se dégagent :

— Pour un intervalle et une valeur de la ponte journalière donnés, les durées observées ont une distribution fortement dissymétrique.

- La latence de démarrage et la durée du premier intervalle ont des distributions voisines; la durée moyenne des intervalles augmente ensuite. Cet accroissement de la moyenne des intervalles correspond à un double phénomène :

1° Le mode de la distribution se déplace légèrement. La durée la plus fréquente d'un intervalle quelconque tend à être plus faible que celles des intervalles ultérieurs.

2° Et surtout, la dispersion de la distribution augmente fortement. Le premier intervalle est toujours bref; les suivants *peuvent* être longs.

— Comme on peut s'y attendre, la latence de démarrage et les divers intervalles sont en moyenne d'autant plus courts que la ponte journalière est plus forte. Comme dans le cas précédent, cette baisse de la moyenne est due, pour une faible part, à un déplacement du mode de la distribution et, surtout, à la disparition des fortes valeurs de la durée (c'est-à-dire à une diminution de la dispersion des valeurs).

Variations de la durée avec le rang de l'intervalle et avec la ponte journalière totale se combinent de telle manière que la durée du dernier intervalle est peu modifiée quand la ponte journalière passe de 2 à 4 voire 5 œufs.

L'élément fondamental du cycle de ponte serait l'augmentation de la durée des intervalles durant la journée et sa forme caractéristique; actuellement, nous ne savons pas l'interpréter. On notera simplement que la distribution ne peut pas exprimer la réalisation *indépendante* des pontes suivant une loi de probabilité décroissante. En effet, les écarts-types correspondant aux durées des intervalles sont en général plus faibles que les moyennes; la ponte ne constitue pas un phénomène *arythmique* (Durup, 1957).

Hors cette donnée, purement négative, nos résultats actuels n'autorisent aucune interprétation immédiate.

Conclusions.

— Chez une femelle de *Polistes gallicus* L., l'horaire des pontes successives est réglé par une loi d'émission journalière, de forme bien définie, qui semble identique pour tous les sujets; elle constituerait donc un caractère spécifique.

Aucune loi *de ce type* n'a jusqu'à présent été signalée chez les Insectes sociaux. La ponte du Poliste contraste par là avec celle, quasi ininterrompue, des Reines de sociétés complexes : *Bellicositermes* ou *Apis mellifica*. Cette loi d'émission tend à accentuer le caractère original de la société de *Polistes*.

— La loi d'émission comporterait un déterminisme quotidien; l'horaire des diverses pontes serait réglé chaque jour indépendamment. Ce phénomène souligne l'importance des cycles journaliers dans le comportement du Poliste.

Ce caractère est accentué par le fait qu'une ponte ne semble pas pouvoir être différée d'un jour sur l'autre; si un œuf, prêt à être pondu, ne peut pas être émis avant la fin de la journée, il n'ira pas grossir la ponte du lendemain. L'œuf non émis dégénère sans doute rapidement;

ses matériaux seraient alors réabsorbés par l'organisme (ovosorption) et peut-être sont-ils par la suite réutilisés pour la synthèse d'un nouvel œuf.

Malgré l'imprécision de nos résultats, ils sont susceptibles d'une utilisation pratique dans la conduite des expériences. Ils permettent notamment une prévision, dès le matin, de la ponte journalière totale et, surtout, de déterminer le moment le plus favorable à l'exécution d'expériences. La ponte, surtout chez les sujets très féconds, ayant lieu surtout le matin (près de 50 % des œufs peuvent, dans certains cas, être pondus en 2 heures), c'est dès les premières heures que l'on effectuera les expériences sur la ponte.

La connaissance approximative du cycle journalier nous a été d'un grand secours dans l'étude de la régulation monogynique.

CHAPITRE PREMIER

INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LA PONTE

Le milieu agit de diverses façons : certains éléments sont indispensables (*cf.* chap. III) ; d'autres influencent simplement l'intensité de la ponte. Seuls ces derniers, qui règlent la *cadence journalière de ponte,* seront étudiés ici. On les a répartis en deux groupes :

a) Ceux qui affectent le fonctionnement de l'ovaire (facteurs physiologiques). Deux d'entre eux ont été considérés ici : la température et l'alimentation de l'imago.

b) Ceux qui exercent une action plus immédiate (facteurs de comportement) ; ce qui n'exclut d'ailleurs pas une action physiologique par contrecoup.

I. — LA TEMPÉRATURE ET L'ALIMENTATION DE L'IMAGO

A. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA PONTE

*1° **Action de la température durant la diapause.*** — Chez les Vespides, la diapause n'est pas déclenchée par les conditions thermiques ; en certains cas, cependant, celles-ci peuvent influencer les capacités reproductrices.

Selon Roubaud (1929), une basse température conditionne la reprise ultérieure d'une activité biologique normale (1). Il en serait de même, selon Deleurance (1957), chez *Polistes gallicus* L. On rappelle que la survie des femelles en diapause exige un degré hygrométrique élevé (Strambi, 1962).

(1) Une Guêpe en diapause peut supporter un froid très vif pourvu qu'il ne soit pas trop prolongé. Janet (1903) a vu une fondatrice de *Polistes gallicus* L. pratiquement à l'air libre, résister à une température de —12° C.

Au reste, la répartition géographique de *P. gallicus* L. suggère que le facteur limitant l'extension de l'espèce vers le Nord est plutôt l'absence de chaleur durant l'été que le froid durant l'hiver.

2° ***Action de la température durant la période reproductrice.*** — Quelques données quantitatives ont été présentées par JANET (1903). Cet auteur relève, jour après jour, la ponte d'une jeune fondatrice de *Vespa crabo* L. en notant la température correspondante. Nous avons réparti ces relevés journaliers en diverses classes selon la température. La ponte moyenne pour chaque classe est donnée par la figure 3; on voit qu'une élévation de température de 8° C s'accompagne d'un triplement de la ponte.

Chez le Poliste, nous n'avons pas fait d'étude systématique; les phénomènes semblent de même nature. Aux alentours de 30° C, la ponte cesse de croître avec la température. On sait, en outre, que

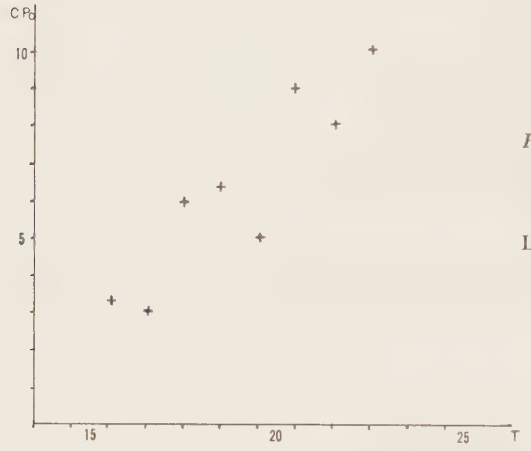


FIG. 3.

Effet de la température sur la ponte, chez une fondatrice de Vespa crabro L. (d'après les données de CH. JANET, 1903).

LÉGENDE :

CPo : Cadence de ponte (= total des œufs pour une journée).

T : Température (moyenne entre les températures extrêmes durant la journée; valeurs groupées par classes échelonnées de degré en degré).

On doit souligner la rapidité de la variation de *CPo* dans l'intervalle de température considéré.

l'action prolongée du froid arrête la ponte, parfois de façon irréversible (GERVET, 1956).

Le guêpier de Poliste, gymnodome et sans système de réchauffement actif, rend les femelles qui l'habitent particulièrement sensibles à l'action du froid. Ce facteur, agissant à peu près symétriquement sur tous les sujets (1), ne saurait toutefois contribuer à la différenciation des pontes.

B. — ALIMENTATION DE L'IMAGO

Les besoins alimentaires de l'Insecte parfait varient fortement suivant le groupe considéré. Ils sont nuls pour certaines espèces (*Bombyx mori* L., *Stegobium paniceum* L.) où seule la larve se nourrit. Pour d'autres (ainsi pour la plupart des Lépidoptères) ils sont essentiellement de nature énergétique (sucres). Enfin, et plus généralement, la nourriture joue un double rôle, dynamogénique et plastique.

(1) La principale différence est liée au fait que certaines Guêpes passent plus de temps au nid que leurs compagnes; elle ne nous semble pas entraîner de conséquences importantes.

La ponte provoque chez l'animal une importante perte de substances, notamment azotées, utilisées dans la synthèse du protoplasme et la vitellogénèse. Quand l'imago ne se nourrit pas, ces substances proviennent des réserves accumulées durant les stades antérieurs. Dans les autres cas, l'alimentation imaginale fournit les matériaux nécessaires à l'élaboration de l'œuf. Chez l'Insecte social, l'imago s'alimente. On sait d'ailleurs l'importance attachée à la nourriture dans les diverses manifestations (Trophallaxie) — voire dans l'origine — de la vie sociale (Wheeler, Schneirla). En outre, de nombreux auteurs (Marchal, Wheeler, Pardi ...) attribuent à l'alimentation de l'adulte un rôle régulateur dans la ponte.

Chez certains Insectes sociaux, à un stade juvénile de la société, la substance de l'œuf provient en partie des matériaux accumulés durant la vie larvaire. Ainsi, lors de la fondation d'une colonie, une reine de *Lasius* (Janet, 1907) ou de *Bellicositermes* (Grassé et Noirot, 1955) vit tout d'abord isolée, sans absorber aucune nourriture (1). L'utilisation des réserves, jointe éventuellement à l'histolyse des muscles alaires, suffit à assurer pendant quelque temps le maintien de la vie et la ponte de la Reine, voire le développement des premières larves. Par la suite toutefois, quand la société se développe, il est sans exemple que la Reine continue à n'absorber aucune nourriture. L'alimentation imaginale doit prendre le relais pour assurer la présence des substances nécessaires à l'élaboration des œufs.

La très forte fécondité des Reines de sociétés complexes, chez les Abeilles, les Termites ou les Fourmis, implique l'intervention intense des matériaux actuellement ingérés, dans l'ovogenèse et la vitellogenèse. Selon Grassé (1949), une Reine de *Bellicositermes* « peut produire quotidiennement une masse d'œufs égale aux deux cinquièmes de son propre volume » ; une Reine d'*Eciton* (Schneirla) ou d'*Apis*, bien que moins féconde, donne cependant une masse totale d'œufs bien supérieure à la sienne propre. Dans ces sociétés, la nourriture intervient comme un facteur limitant de la fécondité des reines.

La fécondité des Polistes reste fort éloignée de ces chiffres (Rau, Pardi, Morimoto) : quelques centaines d'œufs au maximum. On conçoit dès lors que les relations entre la ponte et l'alimentation puissent se présenter fort différemment.

Nous essayerons, en premier lieu, d'étudier cette question à la lumière des faits recueillis au cours de nos travaux.

Dans nos élevages, les aliments mis à la disposition des Guêpes sont de deux sortes; nous offrons, d'une part, du miel, nourriture presque exclusivement glucidique, et, d'autre part, des proies qui assurent la quasi-totalité de l'alimentation lipoprotidique.

Dans toute notre étude, nous laissons de côté l'alimentation glucidique, pour ne traiter que des rapports entre alimentation lipoprotidique et ponte.

L'alimentation lipoprotidique d'une Guêpe provient de quatre sources :

a) *Les proies.* — Cette source de nourriture est utilisée par toutes les Guêpes durant leur vie reproductrice.

b) *Les œufs.* — En polygynie notamment, une Guêpe peut dévorer un certain nombre d'œufs.

c) *La trophallaxie entre imagos.* — Les relations trophallactiques sont souvent à sens unique. Il est difficile d'évaluer l'appoint de nourriture ainsi fourni.

d) *La trophallaxie entre larves et adultes.* — En échange de la nourriture reçue, la larve régurgite un liquide absorbé aussitôt par l'imago. En outre, en polygynie, certains sujets peuvent solliciter les

(1) Mise à part l'oophagie qui ne procure globalement aucun gain de substance.

larves sans les nourrir. Le bilan des échanges se solderait alors par un gain de nourriture pour l'imago.

Dans notre étude, nous avons d'ordinaire éliminé cette forme de trophallaxie par suppression des larves.

1° Alimentation directe. Œufs et proies.

Il est difficile d'évaluer la quantité totale de nourriture absorbée par une Guêpe. Nous avons donc recouru à une méthode indirecte et élaboré des indices peu précis, mais faciles à déterminer.

Nous avons groupé sous le terme d'*Alimentation directe* les sources de nourriture correspondant à des aliments absorbés sous forme brute (œufs et proies), par opposition à ceux qui sont obtenus par trophallaxie.

A. — NOURRITURE PROVENANT DE L'OOPHAGIE

L'oophagie peut entraîner l'ingestion d'une quantité importante de nourriture particulièrement riche. Si l'alimentation influence la fécondité, une variation de l'oophagie doit donc retentir sur la ponte (1).

Or l'observation montre, en fait, qu'une forte variation de l'oophagie ne s'accompagne pas forcément d'une variation correspondante de la ponte.

Donc, si l'oophagie provoque une augmentation de la quantité de nourriture absorbée, celle-ci ne retentit pas visiblement sur la ponte.

B. — NOURRITURE FOURNIE PAR L'INGESTION DE PROIES

Dans la nature, le Poliste chasse des Arthropodes variés; en élevage, nous lui offrons d'ordinaire des jeunes Grillons (*Gryllus domesticus* L.). En certaines occasions, nous avons employé des chenilles de *Bombyx mori* L.

*1° **Observations générales.*** — a) *Effet de la nature des proies.* — Nous n'avons pas entrepris d'étude approfondie à ce sujet; notons seulement que le remplacement des Grillons par des chenilles n'a pas modifié la ponte journalière de façon appréciable.

Cette absence d'effet est d'autant plus significative que la Guêpe montre une appétence très variable suivant la proie; une chenille est bien plus attractive qu'un Grillon.

b) *Vie reproductrice et récolte de proies.* — L'observation montre que la récolte de proies varie parallèlement à l'activité ovarienne de l'animal.

(1) Ceci ne vaut que si cette variation n'est pas compensée par une variation corrélative des autres sources de nourriture.

— Une Guêpe en diapause ovarienne prend très peu de nourriture protidique (*cf.* aussi DELEURANCE, 1957).

— Dès le début de la période fertile les récoltes de proies se multiplient; l'animal chasse régulièrement.

— Parallèlement à l'épuisement de sa fécondité, la Guêpe diminue sa consommation de proies. L'arrêt de la chasse accompagne ou suit de peu l'arrêt de la ponte.

2° ***Etude quantitative.*** — Pour obtenir des valeurs utilisables — quoique grossières —, on a nourri les Guêpes exclusivement « à la becquée », avec de jeunes Grillons (8 à 10 mm) qu'on leur présente chaque jour à l'extrémité d'une pince fine.

Après essais, nous avons pris comme indice de la quantité de nourriture absorbée durant une période déterminée, le nombre de jours où la Guêpe a accepté le Grillon offert.

A l'aide de cet indice, on a étudié la corrélation entre la ponte et la récolte de proies (tableau III). Le calcul indique que la corrélation est significative, voire très significative ($P \# 0{,}01$).

C. — RECHERCHE DE L'ÉQUIVALENCE ENTRE OOPHAGIE ET RÉCOLTE DE PROIES

Pour étudier valablement l'alimentation protidique, il faut élaborer un indice tenant compte des diverses sources de nourriture. Notamment, on doit considérer ensemble oophagie et récolte de proies, et donc établir une équivalence pratique entre elles.

Cette équivalence sera recherchée à l'aide de la compensation observée entre les deux formes d'alimentation; si l'ingestion d'un nombre connu d'œufs abaisse l'ingestion de proies dans une proportion déterminée, on doit conclure que ces deux quantités de nourriture sont « équivalentes » pour l'animal.

Plus précisément, on a étudié 10 Guêpes, fortement oophagiques, occupant le rang α en digynie. Par suite d'expériences (introduction d'œufs étrangers), le nombre d'œufs détruits durant la journée a largement varié : 0 à 13 œufs. On note la variation correspondante de l'acceptation du Grillon offert (tableau IV).

Le tableau IV montre, pour chaque Guêpe et pour chaque valeur de l'oophagie, le nombre de jours où l'animal a accepté ou refusé le Grillon offert. Dans tous les cas, l'oophagie différentielle est à peu près totale ($\%\ Oo \# 100$); le nombre d'œufs détruits ne dépend donc que de facteurs extérieurs à l'animal. En particulier, les diverses valeurs de la ponte se distribuent à peu près uniformément dans les classes définies par l'oophagie (colonnes du tableau). Nous supposons donc que les besoins protidiques des diverses Guêpes — et donc de l'ensemble, considéré comme un échantillon unique — diffèrent peu d'une colonne à

Tableau III. — Ponte, oophagie et proies absorbées dans quinze sociétés digynes (durées uniformes de trente jours).

H	Po		Oo		G		A	
	α	ω	α	ω	α	ω	α	ω
9 > 19	91	62	59	27	9	13	14,9	15,7
35 > 38	58	47	26	13	11	19	13,6	20,3
42 > 46	92	41	45	19	12	5	16,5	6,9
49 > 51	70	19	34	6	15	13	18,4	13,6
138 > 107	72	16	25	9	8	12	10,5	12,9
Rtga$_5$ > *Rtga*$_2$	173	70	69	23	20	16	26,9	18,9
Rtga$_2$ > *Ra*$_3$	83	55	30	0	22	19	25	19
Rtga$_4$ > *Rtga*$_1$	109	52	18	46	21	25	22,8	29,6
Rtg > *Ra*$_1$	126	58	37	2	21	18	24,7	18,2
Rtpa$_4$ > *Rtaa*$_3$	105	4	43	2	18	0	22,3	0,2
Rtd > *Ra*$_5$	76	28	27	7	16	6	18,7	6,7
142 > 154	104	21	67	6	18	15	24,7	15,6
152 > 155	97	48	43	2	16	20	20,3	20,2
153 > 151	76	38	32	12	18	21	21,2	22,2
Rtga$_2$ > *Rtga*$_3$	47	15	8	0	6	12	6,8	12

Légende :

H : Hiérarchie sociale. — *Po :* Nombre d'œufs pondus durant la période considérée. α : par la pondeuse principale; ω : par l'auxiliaire. — *Oo :* Nombre d'œufs détruits. — *G :* Nombre de jours où la Guêpe a accepté la proie offerte. — *A :* Alimentation directe (*cf.* texte) $= G + \frac{Oo}{10}$.

Corrélation entre ponte (Po) *et absorption de proies* (G).

Ensemble des sujets :

Somme des carrés : $S(Po - m_{Po})^2 = 40\,197$,
$S(G - m_G)^2 = 1\,000$.

Somme des produits : $S(Po - m_{Po})\ (G - m_G) = 2\,892$.

Corrélation : $r = \frac{2\,892}{\sqrt{(40\,197)\ (1\,000)}} = 0{,}46 \quad P \# 0{,}01$.

Sujets α :

Somme des carrés : $S(Po - m_{Po})^2 = 13\,003$,
$S(G - m_G)^2 = 363{,}6$.

Somme des produits : $S(Po - m_{Po})\ (G - m_G) = 1\,351$.

Corrélation : $r = \frac{1\,351}{\sqrt{(13\,003)\ (363{,}6)}} = 0{,}62 \quad P \# 0{,}01$.

Calcul des intervalles de confiance au seuil de P = 0,01 pour les coefficients de corrélation.

Il se fait à l'aide du coefficient z de Fisher.

Ensemble des sujets : $z = 0{,}50$.

Ecart-type de la distribution des z : $\frac{1}{\sqrt{N - 3}} = 0{,}19$.

Demi-étendue de l'intervalle de confiance au seuil de P = 0,01 : 2,58 $\sigma = 0{,}49$

On a donc : $0{,}01 < z < 0{,}99$,
soit : $0{,}01 < r < 0{,}75$,
ou, au seuil de P = 0,05 : $0{,}13 < r < 0{,}70$.

l'autre, par conséquent, les quantités totales de nourriture absorbées (proies et œufs) sont à peu près équivalentes. Pour chaque Guêpe et pour chaque valeur de l'oophagie, on établit le *pourcentage d'acceptation de proies* (noté $\frac{a}{a+r} \times 100$), c'est-à-dire le rapport (en %) du nombre des jours où l'animal a accepté le Grillon *(a)* au nombre total des jours d'observation *(a + r)*. La dernière ligne groupe l'ensemble des résultats individuels en un échantillon unique, considéré comme représentatif du lot.

La figure 4, dressée d'après la dernière ligne du tableau IV, montre la variation de l'acceptation des proies en fonction du nombre quotidien d'oophagies; la compensation apparaît nettement. Il s'ensuit qu'à partir d'une certaine valeur de l'oophagie (voisine de 8), la Guêpe nourrie « à satiété » refuse régulièrement les proies offertes.

L'équivalence entre ingestion de proies et oophagie est fournie par la pente de la partie descendante de la courbe. Pour disposer de valeurs établies sur un grand nombre d'observations, on s'est limité aux valeurs de l'oophagie inférieures ou égales à 4 œufs par jour. On est conduit à admettre l'équivalence approximative :

$$1\,G \simeq 10\,Oo.$$

L'alimentation directe durant une période déterminée peut donc s'exprimer par la formule :

$$A = G + \frac{Oo}{10}$$

où *A* représente l'alimentation exprimée en proies, *G* le nombre de jours où l'animal a accepté la proie offerte et *Oo* le nombre d'œufs dévorés.

Rappelons que, les animaux étant nourris à satiété, l'alimentation observée est un indice de leur *appétit protidique*.

Sujets α seuls : $z = 0{,}73$.

Ecart-type de la distribution des z : $\frac{1}{\sqrt{N-3}} = 0{,}29$.

Demi-étendue de l'intervalle de confiance au seuil de P = 0,01 : 2,58 $\sigma = 0{,}75$.

On a donc : $-0{,}02 < z < 1{,}48$,

soit : $-0{,}02 < r < 0{,}90$,

ou, au seuil de P = 0,05 : $0{,}16 < r < 0{,}86$.

Calculée pour une durée de 30 jours, la corrélation entre ponte et quantité de proies absorbée est donc significativement — voire très significativement (P # 0,01) — différente de 0. Le degré de signification varie peu, que l'on étudie la corrélation pour l'ensemble des Guêpes ou pour les seuls individus α.

N. B. — L'indice A, ou Alimentation directe, sera défini plus loin (*cf.* page 623) $\left(A = G + \frac{Oo}{10}\right)$

TABLEAU IV. — OOPHAGIE ET RÉCOLTE DE PROIES
(pondeuses principales en digynie).

♀	G	Oo													
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Rtga$_5$	a	9	5	3	3			0				0		0	0
	r	1	2	3	0			1				1		1	1
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	90	71	50	100			0				0		0	0
Rtga$_2$	a	10	6	5	1	0									
	r	3	2	1	1	1									
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	77	75	83	50	0									
Rtg	a	8	8	3	1		0								
	r	2	1	3	2		1								
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	80	90	50	33		0								
Rtga$_4$	a	14	4	3											
	r	3	4	2											
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	82	50	60											
9	a	6	0	1	1	0		1		0					
	r	4	4	3	5	2		1		1					
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	60	0	25	17	0		50		0					
Rtpa$_4$	a	7	4	3	3	0		1							
	r	3	2	2	3	1		0							
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	70	67	60	50	0		100							
Rtd	a	7	4	3	0		0								
	r	5	4	2	1		1								
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	58	50	60	0		0								
142	a	2	4	5	6	1		0							
	r	1	2	3	3	2		1							
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	67	67	62	67	33		0							
152	a	7	3	3	2	2		0							
	r	4	2	3	1	1		1							
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	64	60	50	67	67		0							
153	a	7	6	4	1										
	r	2	4	3	1										
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	78	60	57	50										
T	a	77	44	33	18	3	0	2		0		0		0	0
	r	28	27	25	17	7	2	4		1		1		1	1
	$\frac{a}{a+r} \times 100$	73	62	57	51	30	0	33		0		0		0	0

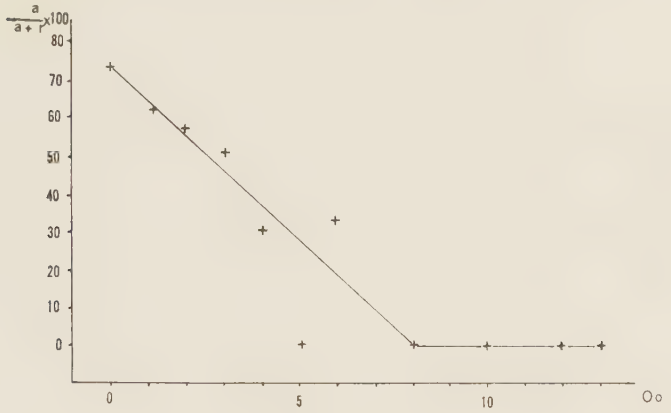


FIG. 4. — *Oophagie et récolte des proies* (valeurs moyennes pour dix sujets α).

LÉGENDE : *cf.* tableau IV.

Le graphique a été dressé à l'aide du tableau IV (dernière ligne). Tous les points n'ont donc pas, en fait, la même valeur statistique puisque les pourcentages correspondent à un nombre très variable d'observations. On soulignera que les points les plus éloignés de la courbe (et notamment celui — aberrant — qui a pour abscisse Oo = 5) proviennent d'observations peu nombreuses.

On indique ci-dessous le nombre de cas observés pour chaque valeur de l'oophagie.

Oo	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Pge	7,3	6,2	5,7	5,1	3	0	3,3	—	0	—	0	—	0	0
Nb	105	71	58	35	10	2	6	0	1	0	1	0	1	1

Légende du tableau IV.

LÉGENDE :

Oo : Nombre d'œufs absorbés durant la journée. — *G* : Comportement envers la proie offerte (jeune Grillon). a : nombre de jours où la proie a été acceptée ; r : nombre de jours où la proie a été refusée ; $\frac{a}{a+r} \times 100$: pourcentage d'acceptation du Grillon pour chaque valeur de *Oo*. C'est la proportion (en pourcentage) des jours où la Guêpe a accepté le Grillon offert parmi l'ensemble des jours d'observation. — *T* : Total groupant les divers résultats individuels pour chaque valeur de *Oo*.

La dernière ligne, qui rassemble les résultats individuels, montre qu'une Guêpe accepte plus souvent la proie offerte quand sa consommation d'œufs a été faible. Après avoir mangé plus de 4 œufs dans la journée, les femelles n'ont accepté le Grillon présenté que dans deux cas sur 12 (soit 17 %); au contraire, celles qui n'ont absorbé aucun œuf attaquent la proie dans 77 cas sur 105 (soit 73 %).

Si l'on admet que la quantité totale de nourriture acceptée est équivalente dans les diverses colonnes, on a pour 10 jours (en appelant *G* la proie et ω l'œuf dévoré) :

$$7{,}3\ G \simeq 6{,}2\ G + 10\ \omega \simeq 5{,}7\ G + 20\ \omega \simeq 5{,}1\ G + 30\ \omega \simeq 3\ G + 40\ \omega,$$

ce qui conduit à admettre l'équivalence approximative : $1\ G \simeq 10\ \omega$.

N. B. — En fait, quand le nombre d'œufs détruits augmente, la Guêpe cesse souvent de les manger et se contente de les rejeter hors du nid. Ces œufs « détruits » mais non ingérés par l'animal, n'entrent évidemment pas ici dans le décompte des oophagies.

TABLEAU V. — INFLUENCE SUR LA PONTE, D'UN JEÛNE LIPOPROTIDIQUE SÉVÈRE (pondeuses principales en digynie).

♀		*Po*				
408	G−	1 2 1 3 2 1,8	3 1 2 4 2 2,4	3 3 3 2 1 2,4	2 1 2 1 0 1,2	2 2 1 1 1 1,4
	G+	0 0 2 2 3 1,4	2 2 2 4 3 2,6	3	2 1 4 2 2,7	2 1 4 2 2,7
415	G−			2 0 2 2 3 1,8	2 1 1 0 0 0,8	1 2 1 1,3
	G+	0 0 1 0 2 0,6	3 1 2 3 1 2	1 2 2 2 3 2		
418	G−	0 2 3 3 2 2	1 1 1 2 1 1,2	2 2 1 2 0 1,4	0 3 1 0 1 1	2 1
	G+	0 2 2 2 2 1,6	2 2 2 1 2 1,8	2 3 2 3 3 2,6	2	
420	G−	1 0 0 2 0 0,6	5 3 0 1 3 2,4	5 3 3 3 3 3,4	2 3 2 1 1 1,8	
	G+	0 3 3 0 3 1,8	1 4 3 4 4 3,2	2 4		
421	G−	?	4 0 2 0 0 1,2	0 2 2 1 0 1	0 2 2 0 0 0,8	3 2 2 2,3
	G+	1 2 2 2 1,7		2 3 2 2,3	4 2 2 2,7	4
423	G−	1 1 6	2 1 2 2 1,7		3 1 2 5 1 2,4	0 0
	G+	1 1 0 3 1 1,2	1 4 1 1 0 1,4	1 3 1 2 0 1,4	2	
426	G−	1 1 0 0 3 1	3 2 1 2 2 2	2 1 3 1 1 1,6	1 2 1 0 2 1,2	1
	G+	2 0 1 0 3 1,2	2 2 1 2 0 1,4	1 2 2 2 2 1,8	2	
427	G−		? ? 2 3 6 3,6	5 4 2 3 3 3,4	0 4 1 0 1 1,2	0 0 1 0,3
	G+	0 1 1 2 4 1,6	2 4 3 3 3 3	3 4 3 4 3 3,4	2	
441	G−	5 6 0 3 4 3,6	4 4 3 1 4 3,2	3 3 3 3 3 3	2 1	
	G+	2 3 2 0 5 2,4	1 4 2 4 3 2,8			
448	G−	? 1 4 3 2 2,5	0 1 3 0 4 1,6	1	2 1 1 1 1,2	
	G+	2 2 1 1 1 1,4	0 0 3 1 3 1,4	3 2 2 3 3 2,6	2 2	
451	G−	? ? 1 3 2 2	1 2 0 4 4 2,2	4 2 1 3 2 2,4	1	
	G+	1 0 3 0 2 1,2	2 1 4 2 5 2,8	2 0 5 4 3 2,8	3	
456	G−	0 2 2 1 2 1,4	2 1 3 0 1,5	2 3		
	G+	0 0 2 1 1 0,8	4 2 2 4 3 3	3 3 3 2 2,7		
458	G−	1 0 2 3 1 1,4	0 0 3 3 3 1,8	5 0 5 4 3 3,4		
	G+	3 1 2 3 5 2,8	4 3 5 4 5 4,2	6 4 2 0 1 2,6	1 2 2 4 3 2,4	
M	G−	1,8	2,1	2,4	1,3	1,3
	G+	1,5	2,5	2,4	2,6	2,7

D. — PONTE ET ALIMENTATION DIRECTE

Pour opérer dans des conditions homogènes, notamment en ce qui concerne la trophallaxie, on se limite à l'étude de sujets α en digynie. La corrélation est calculée pour les animaux utilisés dans le tableau III; sa valeur ($r = 0,75$) est très significative ($P \ll 0,01$).

La limite inférieure de l'intervalle de confiance (au seuil de $P = 0,01$) est bien plus éloignée de 0 que pour la corrélation précédemment établie entre ponte et récolte de proies (*cf.* tableau III).

$$S\,Po = 1\,379 \qquad S\,A = 287,3$$
$$S\,(Po - m_{Po})^2 = 13\,003 \qquad S\,(A - m_A)^2 = 468,7$$

$$S\,(Po - m_{Po})\,(A - m_A) = 185,2$$

$$r = \frac{185,2}{\sqrt{13\,003 \times 469,7}} = 0,75 \quad P \ll 0,01$$

Intervalle de confiance au seuil de $P = 0,01$.

$z = 0,97$ Ecart-type pour les z : 0,29.

Demi-étendue de l'intervalle de confiance au seuil de $P = 0,01$: 0,49; on a donc :

$$0,48 < z < 1,46$$
$$0,45 < r < 0,90$$

Les Guêpes étant nourries à « satiété », la quantité de nourriture absorbée indique leur appétit protidique. Celui-ci est étroitement lié au nombre d'œufs pondus, et donc à la quantité de substance dépensée par l'animal pour leur production.

On peut préciser l'allure de cette liaison. Une augmentation de la ponte de 10 œufs s'est accompagnée d'un accroissement de l'appétit protidique supérieur à 1,5 « grillons » soit 15 oophagies.

Légende du tableau V.

LÉGENDE : *cf.* tableau III.

♀ : Désignation de la Guêpe. *G*— : période durant laquelle l'animal ne reçoit aucune proie; *G*+ : période durant laquelle l'animal reçoit une proie chaque jour; *M* : Moyenne pour l'ensemble des sujets.

Les colonnes *Ponte* montrent le nombre d'œufs pondus chaque jour et la cadence journalière moyenne durant chaque période de cinq jours d'observation consécutifs.

La dernière ligne établit les moyennes pour l'ensemble des sujets; seules ont été prises en considération les cadences établies sur plus de 2 jours.

Les espaces laissés en blanc correspondent à des périodes durant lesquelles la ponte a été modifiée par des facteurs étrangers à l'expérience (manque de cellules libres [*cf. infra*], changement momentané de situation sociale...). En certains cas, enfin, la ponte n'est pas connue (points d'interrogation).

La ponte des Guêpes soumises à un jeûne lipoprotidique quasi-total (seule subsiste une légère oophagie différentielle) démarre progressivement, puis fléchit de façon significative vers la troisième semaine de jeûne. Le caractère progressif du départ semble indépendant de l'expérience; il représente l'évolution normale de la ponte chez une Guêpe observée dès le début de sa période fertile; par contre la chute ultérieure est liée au manque de nourriture puisqu'elle est arrêtée en moins d'une semaine par la reprise d'une alimentation lipoprotidique « à satiété ».

E. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Durant une période prolongée, on a privé rigoureusement de proies les membres de 13 sociétés digynes (1).

L'alimentation de la pondeuse principale ne provient plus que de deux sources : oophagie (essentiellement de nature différentielle) et trophallaxie. Toutes deux restent peu abondantes dans cette expérience.

Pour des raisons techniques, seule la ponte des pondeuses principales est connue avec précision (tableau V).

Le tableau et l'observation conduisent aux conclusions suivantes :

— La pondeuse principale peut conserver sa cadence normale de ponte durant plusieurs semaines sans manger une seule proie. En certains cas, la ponte a pu dépasser 50 œufs.

— Si le jeûne se prolonge au-delà de 20 à 25 jours, la ponte tend à fléchir, parfois radicalement (*cf.* ♀ 427).

— Cette chute est réversible; le retour à une alimentation protidique normale entraîne, en quelques jours, le développement de la ponte.

— La période de jeûne est alors suivie par une période de suralimentation, durant laquelle l'animal prend plus de proies qu'à l'accoutumée.

Chez le Poliste, la « Reine » a donc besoin d'absorber des protides pour pondre durablement; toutefois ses réserves alimentaires peuvent suppléer au manque de proies durant plusieurs semaines. En cela le Poliste s'oppose à d'autres Insectes sociaux (*Bellicositermes*, *Eciton*...) dont les besoins sont plus impérieux.

2° *Trophallaxie entre imagos.*

Sous ce rapport, il n'y a pas d'équivalence parfaite entre les membres du Guêpier. L'un d'eux, que l'on appellera *individu* α (chap. V) (2) quête librement auprès de toutes ses compagnes, alors que celles-ci sont limitées par les réactions hostiles qu'elles peuvent déclencher. Il en résulte, surtout en digynie (3), un *avantage trophique*, au moins théorique, qui peut jouer sur la quantité de nourriture absorbée par l'individu α.

Il est difficile, en fait, d'évaluer la nourriture échangée (peu abondante), et plus encore d'apprécier une éventuelle action qualitative (par des substances oligodynamiques); nous ne pouvons faire état que de résultats obtenus par voie indirecte.

1° Modification dans la composition du guêpier. On a cherché à modifier l'avantage trophique en changeant la composition du guêpier.

(1) L'alimentation en sucres reste abondante. La Guêpe en activité, en effet, ne saurait survivre plus de quelques jours à un jeûne glucidique rigoureux.

(2) De façon très générale, l'individu α est en même temps la *pondeuse principale*.

(3) La trophallaxie se fait alors presque à sens unique.

En fait, ni le nombre de ses compagnes, ni leurs degrés d'activité (très variables) n'influencent de façon significative la ponte du sujet α.

A l'inverse, la fécondité des auxiliaires ne dépend visiblement ni du degré d'activité manifesté par l'individu α, ni de la fréquence des échanges trophallactiques (*cf.* GERVET, 1956).

2° ***Effet du jeûne et avantage trophique.*** - Quand une société digyne est soumise à un jeûne lipoprotidique rigoureux, les pontes des deux Guêpes sont affectées à peu près simultanément (tableau VI).

TABLEAU VI. — EFFET, SUR LA PONTE DES DIVERS SUJETS, D'UN JEÛNE LIPOPROTIDIQUE SÉVÈRE (société digyne).

	α	12132		31242		33321		12210		22111		00223	222433
		1,8		2,4		2,4		1,2		1,4		1,4	2,5
Po		?????		?>1?>1?		?????		?>1>1?		1>1>1?2		00003	222311
	ω	?		?		?		?		⩾ 1		0,6	1,8
		G−										G+	

LÉGENDE : *cf.* tableaux III, V.

Durant la plus grande partie du jeûne lipoprotidique, la ponte de l'auxiliaire n'a pas été suivie; grâce à des sondages, nous pouvons cependant donner une limite inférieure de sa valeur moyenne à la fin de cette période : après 3 semaines sans nourriture lipoprotidique, la cadence journalière est au moins égale à 1 ω/j. L'examen suggère que les pontes des deux Guêpes baissent à peu près simultanément.

La reprise de l'alimentation lipoprotidique entraîne également une reprise de la ponte dans des délais comparables; actuellement, le léger retard de l'auxiliaire indiqué par le tableau ne nous semble pas significatif.

N. B. — On indique la ponte jour par jour et la cadence moyenne par périodes de 5 jours.

L'éventuel « avantage trophique » ne retentit pas visiblement sur l'allure du phénomène.

Ce résultat s'explique aisément si l'on admet que les seuls protides échangés proviennent normalement de la nourriture contenue dans le jabot, les diverses sécrétions (notamment salivaires) n'ayant qu'un rôle négligeable.

3° ***Suppression des échanges trophallactiques.*** Dans quelques sociétés digynes, on a empêché mécaniquement l'auxiliaire de céder de la nourriture à sa compagne, notamment en collant ses pièces buccales au moyen d'une colle au latex (1).

L'expérience, poursuivie pendant 10 jours, n'a pas eu de conséquences apparentes sur la ponte de l'individu α.

(1) Tous les deux jours, pour éviter une mort par inanition, on les décolle et à l'aide d'une seringue, on injecte dans la cavité buccale quelques gouttes de miel étendu d'eau.

3° Trophallaxie entre larves et adultes.

En polygynie, certains sujets « exploitent » les larves qu'ils sollicitent sans les nourrir : l'imago reçoit alors plus de substance qu'il n'en cède. Un phénomène qualitatif doit aussi être considéré : on peut concevoir que la larve sécrète une substance oligodynamique capable d'influencer la ponte de l'adulte.

Marchal (1893 *et seq.*) a envisagé une autre conséquence de la trophallaxie : il s'agit de la *castration nutriciale* qui frapperait les Guêpes occupées à nourrir les larves (*cf.* chap VI). L'intervention de ce mécanisme sera éprouvée à propos de la régulation monogynique.

L'influence du couvain larvaire sera étudiée plus loin.

On notera seulement ici — par anticipation — que les échanges de nourriture entre larves et imagos nous semblent, en première approximation, incapables d'influencer la ponte de ces derniers en quelque sens que ce soit.

On rappelle à ce propos que, selon Brian M. V. et Brian A. D. (1951), la salive d'une larve de *Vespula* est essentiellement constituée d'eau contenant une petite quantité de glucose et d'enzyme protéolytique.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Faible durant la diapause ovarienne, plus intense ensuite, l'appétit lipoprotidique d'une Guêpe reste en étroite corrélation avec la ponte.

L'ingestion de protides (œufs ou proies) conditionne la fécondité de l'imago. Un jeûne lipoprotidique rigoureux entraîne, à terme, une chute réversible de la ponte.

Le retard de ce fléchissement montre que l'animal possède des réserves (corps gras ?) capables d'assurer la ponte durant plusieurs semaines. La dépendance de la pondeuse envers la nourriture reste donc souple, grâce à un important « volant de sécurité ».

La rapidité de la reprise suggère que les aliments peuvent être utilisés d'emblée pour l'élaboration du vitellus, sans stockage préalable dans les organes de réserve.

La ponte est donc soumise à l'influence de l'alimentation protidique, mais la portée pratique de celle-ci sur la fécondité reste faible, étant données notamment la petitesse des besoins et l'importance relative des réserves : en cela la « Reine » de Poliste reste peu spécialisée.

II. — FACTEURS ÉTHOLOGIQUES

Plusieurs agents stimulants nous paraissent capables d'influencer la ponte; nous en examinerons trois :

— le nid,
— le couvain larvaire,
— le groupe social.

Sauf mention contraire, nous étudions des sujets α disposant de cellules libres abondantes.

A. — LE NID

Le gâteau cellulaire constitue une aire particulièrement chargée de signification, où se localise strictement le comportement de ponte. L'œuf est, en règle, placé sur le nid et dans une cellule vide (1).

En fait, les phénomènes sont complexes; le nid n'est pas seulement le support indispensable du comportement de ponte, mais il forme une mosaïque hétérogène de stimulations variées, capables d'influencer quantitativement la ponte dans un sens ou dans l'autre.

1° Gradient spatial de ponte.

Toutes les cellules ne sont pas équivalentes pour la Guêpe sous motivation de ponte. Pour mettre en évidence les préférences, on a présenté à de jeunes fondatrices en activité reproductrice des nids d'une vingtaine de cellules ne contenant encore aucun œuf.

Deux remarques se dégagent des observations :

a) La Guêpe pourvoit d'abord les alvéoles centraux ou subcentraux (*cf.* aussi Morimoto, 1954 *b*).

b) La Guêpe garnit de préférence les cellules proches d'alvéoles déjà pourvus. Il se détermine ainsi une zone à œufs qui s'accroît de proche en proche jusqu'à comprendre l'ensemble du nid.

Ces deux facteurs contribuent à ordonner statistiquement l'utilisation des alvéoles. Il en résulte une échelle de préférence selon la position dans le gâteau cellulaire, qui définit le *gradient spatial de ponte*.

(1) Il y a des exceptions à cette règle : Selon Marchal (1896), les ouvrières de *Vespa* s. l. peuvent pondre jusqu'à 10 œufs dans le même alvéole. On observe des faits analogues chez les ouvrières de Poliste. En outre, Janet (1895 *a*) a vu une reine âgée de Frelon pondre « en l'air » quand le nid ne contenait plus de cellule vide; chez *Polistes* nous n'avons pu refaire cette dernière observation.

2° *Influence des cellules* libres.

1° ***Notion de* cellule libre.** — Toutes les cellules *vides* ne sont pas également utilisables pour une Guêpe sous motivation de ponte :

— certaines sont régulièrement refusées, par suite, semble-t-il, de leur structure ou de leur position (cellules de forme très atypique, ayant une localisation anormale) ;

— d'autres sont refusées sans raison apparente. La Guêpe garnit le reste du gâteau, voire agrandit le nid, en continuant à « ignorer » systématiquement certains alvéoles. Cette situation est d'ailleurs souvent transitoire.

En outre, les cellules contenant une grande quantité de réserves (miel) s'avèrent impropres à la ponte.

On appelle *cellules libres* (*cf.* Deleurance, 1957), celles qui sont aptes — pour la Guêpe — à recevoir un œuf. Leur présence conditionne étroitement la ponte. Seule la connaissance précise de leur nombre fournit un indice fidèle des possibilités offertes à la Guêpe en activité reproductrice. Malheureusement, nous ignorons ce nombre ; dans la pratique, on doit se contenter de dénombrer les cellules *vides* existant sur le guêpier. Le nombre des cellules *vides* sera donc pris comme indice du nombre des cellules *libres*.

2° ***Influence du nombre des cellules libres sur la ponte.*** — Cette influence a été très diversement jugée selon les auteurs. Pardi l'admet (sans se prononcer sur sa portée), d'abord implicitement (1942), puis de façon explicite (1952). Morimoto (1954) la présente comme négligeable alors que Deleurance (1950) présente l'influence des cellules libres comme un élément important de la régulation monogynique ; nous l'étudierons plus loin (chap. VII) à propos de cette régulation.

3° *Nature et influence du territoire de ponte.*

Le nid forme un ensemble hétérogène de cellules pourvues chacune d'une valeur propre. La valeur réactogène spéciale à chaque alvéole dépend de son emplacement sur le gâteau ; mais d'autres facteurs interviennent également, voire deviennent prédominants. Ils concourent à délimiter un *territoire de ponte*, particulièrement chargé de signification, qui oriente à chaque instant le comportement de la Guêpe.

1° ***Mise en évidence du territoire de ponte.*** — L'observation montre que l'animal limite sa ponte à un nombre restreint d'alvéoles qui forment le *territoire de ponte* ; il concentre même parfois son activité sur une ou deux cellules tant que celles-ci restent libres.

Les cellules où l'animal pond prennent donc une valeur particulière. On conçoit qu'un événement survenu sur le *territoire de ponte* — ensemble des cellules qui viennent d'être pourvues — n'aura pas pour la Guêpe la même signification que s'il survient en un point quelconque du gâteau.

2° ***Influence du territoire de ponte sur la cadence journalière.*** — L'influence particulière du *territoire de ponte* peut, en certains cas, stimuler le comportement de ponte. Ainsi, la destruction systématique des œufs jeunes retentit sur la cadence de ponte.

Deux méthodes ont été utilisées pour mettre cette action en évidence et déterminer son amplitude :

a) Dans une première période, les œufs sont laissés; par la suite, ils sont systématiquement détruits. On compare les pontes correspondantes (tableau VII).

Tableau VII. — Effet de la destruction systématique des œufs aussitôt après la ponte (pondeuses principales en digynie).

♀	*P*				$Q\frac{II}{I}$
	I		II		
	Du	*CPo*	*Du*	*CPo*	
Rtpa$_4$	9	2,8	19	4,2	1,50
Ra$_3$	6	1,2	20	2,3	1,91
1	14	1,9	48	2,9	1,53
9	10	1,6	10	2,3	1,44
49	10	2,9	3	4,6	1,59
139	5	2,4	5	4	1,66
M		2,1		3,4	1,62

Légende :

P : Période. I : les œufs sont respectés; II : les œufs sont systématiquement détruits. — *Du* : Durée de la période considérée. — *CPo* : Cadence journalière de ponte. — ♀ : Matricule de la Guêpe. — $Q\frac{II}{I}$: Quotient des cadences de ponte correspondant aux deux périodes. — *M* : Moyenne des cadences de ponte pour l'ensemble du lot.

La destruction systématique des œufs stimule la ponte de façon significative; la cadence journalière, dans les cas présentés, a été multipliée par un coefficient compris entre 1,4 et 2.

N. B. — L'ordre des périodes n'est pas le même dans tous les cas; pour les sujets *49* et *139*, la période II a précédé la période I.

b) On compare, de même, les pontes observées durant un mois dans deux lots, d'importances équivalentes (tableau VIII), soumis à des traitements différents : dans le lot I, les œufs sont systématiquement détruits après la ponte; dans le lot II, ils restent en place.

Ces deux procédés fournissent des résultats convergents.

Tableau VIII. — Effet de la destruction des œufs aussitôt après la ponte (pondeuses principales en digynie).

Lot I	♀	*Rtga*$_5$	*200*	*160*	*194*	*Rtg*	M
	CPo	5,8	5,1	4,2	4	3,8	4,6
Lot II	♀	*142*	*150*	*140*	*153*	*218*	M
	CPo	3,5	3	2,8	2,5	2,4	2,8

Légende : *cf.* tableau VII.

CPo : Cadence moyenne de ponte durant une durée uniforme d'un mois.

Le lot I est formé de Guêpes dont les œufs ont régulièrement été détruits aussitôt après la ponte. Dans le lot II les œufs sont respectés jusqu'à leur éclosion. Le tableau indique les cadences journalières de ponte, établies sur une durée uniforme d'un mois, pour les cinq plus fortes pondeuses de chaque lot. La dernière colonne donne les moyennes des 5 résultats individuels.

Le rapport des cadences moyennes correspondantes a une valeur (Q = 1,64) très voisine de celle que l'on a trouvée précédemment (tableau VII).

Conclusions.

La femelle de Poliste détermine à la surface du gâteau un *territoire de ponte*. Les cellules qui le constituent ont, pour la Guêpe, une valeur particulière, et toute destruction d'œuf tend à provoquer une ponte compensatrice. Sur le plan de l'observation, le phénomène évoque les *pontes de remplacement* signalées chez les Oiseaux.

Une grande variabilité s'observe dans le détail du phénomène. Deux alvéoles qui nous paraissent équivalents, ne le sont pas pour l'animal. Sans raison apparente — pour nous — une cellule peut ainsi accaparer l'attention de la Guêpe, ou, au contraire, être régulièrement refusée. Le territoire de ponte ne constitue sans doute pas — pour l'animal — une aire homogène, mais représente un faisceau de stimulations diverses.

B. — LE COUVAIN ÉCLOS

Deleurance (1955) a montré que l'apparition du couvain *abortif* entraîne une baisse rapide et générale de la cadence de ponte. Ce cas particulier ne sera pas envisagé ici; nous étudions uniquement l'influence du couvain *sain*.

Dans les conditions d'étude, l'œuf éclôt en une dizaine de jours; le cocon est filé 20 à 25 jours plus tard et l'imago apparaît 15 jours environ après l'operculation (1). La durée totale du développement demande

(1) Ces valeurs sont très voisines de celles que Rabb (1960) a notées pour les espèces *Polistes exclamans, P. fuscatus* et *P. hunteri* en Caroline du Nord, soit 11,20 et 14 jours.

donc un mois et demi. On conçoit qu'au bout de ce délai certaines femelles cessent de pondre par épuisement ovarien.

L'étude de l'influence du couvain nécessite donc l'élimination des sujets précocement stériles. En outre, pour minimiser le risque d'erreur dû au couvain abortif, on arrête notre étude à l'apparition du premier imago.

1° Mise en évidence de l'influence du couvain éclos.

L'évolution générale de la ponte est influencée par la nature du couvain (tableau IX).

— Elle reste à peu près constante jusqu'à l'operculation; la légère

Tableau IX. — Evolution de la ponte pour six guêpes en présence d'un couvain a développement normal (guêpiers digynes).

♀	*Cou*						
	ω	ω+L			ω+L+Op.		
aux 11 b_1 54	0,8	1,2	1,2	0,7	0,8	1,8	2,3
aux 11 a_1 54	0,8	1	1,6	1	1,2	1,7	2,5
Ra_4 p. b. q.	2,2	1,2	2,6	2,8	2,8	3,2	4,6
$Rtda_5$ p. b. q.	2,6	2,6	2,4	1,6	2,6	3,6	4
Rtg co θ	1,6	1,5	1,2	1,5	2	1,8	1,5
$Rtaa_3$ co θ	1	1,8	1,5	0,8	1,6	2,2	2,4
M	1,5	1,9	1,7	1,4	1,8	2,4	2,9

Légende :

Cou : Etat du couvain. ω : le couvain ne comprend que des œufs; ω + L : le couvain comprend des œufs et des larves; ω + L + *Op* : le couvain comprend des œufs, des larves et des stades operculés. — ♀ : Désignation de la Guêpe. — *M* : Moyenne pour l'ensemble des six Guêpes.

Le premier double trait correspond à la première éclosion, le deuxième à la première operculation et le troisième à l'apparition du premier imago. Chaque intervalle de temps compris entre deux doubles traits est divisé en trois périodes équivalentes (approximativement) de 5 jours (exceptionnellement 6). Le tableau montre les cadences journalières moyennes de ponte correspondantes.

Une seule période de 5 jours a été indiquée avant la ponte. Enfin, la Guêpe *Rtg*, sans doute en voie d'épuisement, n'a pas été observée jusqu'à l'apparition du premier imago; la dernière période indiquée ne dure que 2 jours.

Les deux premières Guêpes sont des auxiliaires; ♀ *$Rtaa_3$* est auxiliaire jusqu'à la première éclosion et pondeuse principale par la suite; les autres sont des pondeuses principales.

On voit que la ponte montre une tendance à l'augmentation quelques jours après la première operculation.

A titre de contrôle, on indique ci-dessous l'évolution (par périodes de 5 jours) de la cadence moyenne de ponte pour un lot de quatre femelles, pondeuses principales en digynie, n'ayant jamais rencontré de couvain éclos.

Cadence de ponte : 2,8, 2,9, 2,8, 3, 2,7, 2,4, 2,3, 2,2.

La ponte reste à peu près uniforme durant 30 jours; elle tend ensuite à baisser légèrement, sans doute par épuisement.

tendance à la baisse, parfois observée, indique peut-être un début d'épuisement ovarien.

— Elle tend ensuite à augmenter jusqu'à l'apparition du premier imago; l'accroissement, en fait, n'est sensible que 5 jours après l'operculation.

La comparaison avec un lot de 4 Guêpes élevées intégralement en l'absence de couvain éclos (*cf.* l'explication du tableau IX) suggère que celui-ci est responsable de l'accroissement; en effet, la ponte chez les 4 Guêpes reste uniforme durant 40 jours, voire marque une légère tendance à la baisse (indiquant peut-être un début d'épuisement physiologique).

2° *Analyse.*

Deux questions se posent :
— Quels sont les stades du couvain qui influencent la ponte ?
— Comment cette influence se fait-elle sentir ?

1° ***Influence des divers stades de développement.*** — On a distingué trois stades d'évolution :

— *les larves latérales,* ou jeunes larves collées à la paroi des alvéoles;
— *les larves axiales* ou larves âgées, de forte taille, occupant la totalité de l'alvéole et retenues dans celui-ci par compression contre les parois;
— *le couvain operculé*; depuis le filage de l'opercule par la larve axiale âgée jusqu'à l'apparition de l'imago.

Il est exclu que l'accroissement de la ponte soit dû à une influence immédiate des jeunes larves, puisqu'il n'apparaît que 20 jours après les premières éclosions; d'ailleurs, l'apparition ou la disparition de larves ne retentissent pas nettement sur la ponte. On notera, par contre, que la suppression d'un couvain comportant tous les stades de développement retentit le jour même sur la ponte. L'influence serait donc *immédiate* mais ne peut être attribuée aux seules larves.

L'étude détaillée de l'évolution du couvain montre que l'accroissement de la ponte ne s'accompagne d'aucune particularité visible concernant les larves âgées. Notamment, le tableau X montre qu'une diminution notable de leur nombre n'empêche pas la ponte d'augmenter jusqu'à l'apparition du premier imago. Par contre, l'accroissement suit toujours de peu l'apparition des opercules. Nous pensons donc que, quelques jours après l'operculation, le couvain devient capable d'influencer la ponte de l'imago.

2° ***Mode d'action du couvain operculé.*** — Les résultats exposés conduisent à penser que le couvain operculé agit par voie sensorielle périphérique. Quelques jours après l'operculation le couvain commence

TABLEAU X. — EVOLUTION COMPARÉE DE LA PONTE ET DU COUVAIN ACTIF
Guêpe *Rtda*$_5$ *p. b. q.* Pondeuse principale en digynie.

D	*Po*	*C.v.*	*CPo*	*L*≤5	5<*L*≤10	*L*>10	*Op*≤5	5<*Op*≤10	*Op*>10
9-II-1955	1	1							
10	3	1							
11	2	4	1,8						
12	1	3							
13	2	4							
15	3	8							
16	3	5							
17	3	4	2,6						
18	2	3							
19	2	1							
20	2	2		*1*					
21	3	1 *5*		1 *3*					
22	3	5 *9*	2,6	1 *5*					
23	3	5 *10*		3 *6*					
24	2	4 *11*		4 *8*					
26	4	4 *10*		4 *8*					
27	2	7 *9*		4 *10*	*1*				
28	1	7 *10*	2,4	3 *8*	1 *3*				
2-III	3	8 *11*		7 *8*	1 *5*				
3	2	7 *9*		5 *6*	3 *6*				
4	1	8 *11*		6 *4*	4 *8*				
5	2	7 *10*		6 *4*	4 *7*	*1*			
6	2	8 *10*	1,6	6 *2*	3 *7*	1 *3*			
7	2	8 *11*		6 *2*	3 *5*	1 *5*			
8	1	7 *11*		2 *0*	5 *6*	3 *6*			
9	2	9 *11*		3 *1*	4 *4*	4 *7*	*1*		
10	3	9 *11*		1 *1*	6 *4*	2 *7*	2 *1*		
12	2	8 *11*	2,6	1 *1*	6 *2*	1 *9*	3 *1*		
13	4	9 *10*		1 *1*	6 *2*	0 *8*	4 *2*		
14	2	8 *8*		1 *1*	2 *0*	4 *10*	4 *2*		
16	4	9 *7*		1 *1*	2 *0*	4 *6*	4 *6*		
17	3	6 *8*		0 *0*	1 *1*	6 *6*	4 *5*	*1*	
18	4	8 *7*	3,6	0 *0*	1 *1*	6 *6*	2 *4*	2 *1*	
19	4	5 *5*		0 *0*	1 *1*	5 *5*	1 *5*	2 *1*	
20	3	5 *4*		0 *0*	1 *1*	5 *3*	1 *6*	2 *2*	
21	4	2 *5*		0 *0*	1 *1*	3 *0*	3 *9*	2 *2*	
22	3	2 *5*		0 *0*	0 *0*	3 *1*	4 *6*	1 *4*	*1*
23	4	4 *3*	4	1 *0*	0 *0*	2 *1*	5 *6*	1 *4*	*1*
24	4	0 *2*		1 *0*	0 *0*	2 *1*	5 *6*	0 *4*	1 *1*
26	5	0 *2*		3 *0*	0 *0*	2 *1*	5 *5*	0 *4*	1 *2*

LÉGENDE :

D : Date. — *Po* : Ponte. — *C. v.* : Nombre de cellules vides au début de la journée. — *CPo* : Cadence moyenne de ponte. — *L* : Nombre de larves. ≤5 : d'âge inférieur ou égal à 5 jours; 5< ≤10 : d'âge supérieur à 5 jours et inférieur ou égal à 10 jours; >10 : d'âge supérieur à 10 jours.

Le tableau montre, pour chaque jour, le nombre des cellules vides au matin, l'état du couvain éclos et le nombre d'œufs pondus. Par suite d'expériences, cette Guêpe est amenée à partager son activité entre deux nids. Les colonnes indiquant la composition du couvain comportent donc deux chiffres chaque jour.

On voit que l'accroissement de la ponte, sensible 5 à 6 jours après les premières operculations (vers le 16-III), n'est pas lié à un nombre particulièrement élevé de larves, de quelque catégorie que ce soit. Par suite des conditions particulières, les larves sont ici spécialement peu nombreuses à la fin de la période d'observation. On constate que ce petit nombre n'a, en rien, empêché l'accroissement normal de la ponte : celui-ci doit donc être rapporté à l'influence du couvain operculé et non à celle du couvain larvaire.

N. B. — L'âge est compté en jours « ouvrables » (*cf.* Introduction); les autres jours, le nid reste dans une enceinte obscure à 8° C.

— Le premier imago apparut le 27-III.

à exercer sur la ponte une action stimulante qui augmente progressivement.

On ne peut préciser actuellement si cette augmentation est liée à la multiplication des opercules ou, plus probablement, au vieillissement du couvain operculé. Devrait-on la rattacher à un effet de groupe précoce, sensible dès le stade nymphal ?

3° Observations complémentaires.

Elles concernent deux points distincts :

— l'influence du couvain éclos sur la ponte totale;

— l'influence du couvain éclos sur les femelles à chaîne nerveuse abdominale sectionnée.

1° L'influence du couvain éclos sur la ponte totale. — Nous ne disposons que de données fragmentaires.

— Chez les sujets peu féconds, l'influence du couvain actif peut provoquer un fort accroissement *relatif* du nombre d'œufs pondus pendant l'ensemble de la vie. Ainsi, certaines femelles s'arrêtent rapidement (après quelques pontes seulement), et définitivement, de pondre en l'absence de couvain operculé. Leur fécondité intrinsèque est généralement faible, et leur ponte, même en présence de couvain operculé, ne semble pas dépasser 40 à 50 œufs.

— Chez les sujets très féconds, l'influence sur la ponte totale est moins apparente. Nos données sont d'ailleurs plus imprécises.

Les résultats de Pardi (1942, notamment page 161, fig. 23) suggèrent qu'une ponte totale de 260 œufs représente une valeur extrême : nous n'avons jamais vu une Guêpe pondre plus de 300 œufs.

Or des Guêpes n'ayant jamais rencontré de couvain éclos, mais dont les œufs sont régulièrement détruits aussitôt après la ponte, ont pondu respectivement 281 œufs (♀ *160*) et 256 œufs (♀ *Rtga*$_3$). Une Guêpe dont les œufs étaient respectés a pondu 233 œufs (♀ *140*) en l'absence de couvain operculé.

Les résultats sont trop partiels pour que l'on puisse discuter de la valeur significative de ces nombres. Notons seulement que l'accroissement éventuel reste en tout cas assez faible; il ne devrait pas dépasser 10 à 20 % de la ponte totale.

Ces éléments d'incertitude expliquent que la distribution des fécondités, précédemment publiée (Gervet, 1957 *a*), ne prétende indiquer que l'allure générale du phénomène. Les chiffres donnés alors sont des minima, valables seulement dans les conditions de l'expérience (et notamment en l'absence de couvain operculé).

L'influence du couvain operculé ne modifie pas, cependant, les principales caractéristiques de la distribution (*cf.* Introduction).

2° Influence du couvain operculé sur les Guêpes à chaîne nerveuse abdominale sectionnée. — Lors de certaines expériences (*cf. infra,*

chap. III), on a sectionné la chaîne nerveuse abdominale à divers niveaux. Isolant l'appareil génital des centres nerveux supérieurs, cette opération provoque une dissociation entre l'émission de l'œuf et le comportement de ponte.

La phase la plus apparente de ce dernier est l'*essai de ponte* (*cf.* chap. III) noté *Ess Po*; on a défini un indice baptisé *cadence d'essai de ponte* (*c. Ess. Po*) qui exprime l'intensité de ce comportement (cf. tableau XI).

L'étude de la ponte et du comportement en présence de couvain larvaire (tableaux XI et XII) suggère les résultats suivants :

— Ponte et essais de ponte manifestent une indépendance notable; ce point sera étudié plus loin (chap. III).

— Le couvain n'a pas eu d'action visible sur la ponte.

— Par contre, la cadence d'*essais de ponte* est fortement affectée; ainsi la Guêpe ♀ 316 n'exécute des *Ess Po* qu'en présence de larves.

On soulignera en outre que les *Ess Po* se révèlent sensibles à l'influence des larves axiales chez les animaux opérés, réaction que nous n'avons pas remarquée chez la Guêpe normale.

4° *Théories des auteurs antérieurs.*

Deux auteurs, principalement, ont étudié l'influence du couvain larvaire sur la ponte dans la société de Vespides.

1° ***Théorie de Marchal.*** — Selon Marchal (1893, 1896, 1897), le couvain larvaire est à l'origine d'une *castration nutriciale*, cause principale de la stérilité des ouvrières : la fonction de nourrice exercée par celles-ci entraînerait la régression de leurs ovaires. Inversement, quand il n'y a plus de jeunes larves (après la mort ou la stérilisation de la Reine, par exemple), les ouvrières résorbent les liquides nutritifs qu'elles leur auraient distribués et, de ce fait, perdent leur stérilité.

Chez le Poliste, cette ingénieuse théorie ne semble pas défendable. La présence de larves ne provoque aucune castration nutriciale : la ponte reste aussi forte que lorsque le couvain ne contient que des œufs. De plus, l'augmentation de la ponte après l'operculation se produit également en présence de larves nombreuses. La fonction de nourrice ne nous paraît pas modifier la fécondité de l'imago qui l'exerce.

2° ***Théorie de Morimoto.*** — Selon Morimoto (1953 *a*, 1954 *a*, *b*, *c*), l'évolution normale de la ponte chez *Polistes chinensis antennalis* Perez se caractérise, dans la nature, par les discontinuités suivantes :

— Arrêt de la ponte à l'éclosion de la première larve.

— Reprise plus forte qu'auparavant, après quelques jours.

— Développement encore plus important à l'operculation.

Tableau XI. — Influence du couvain larvaire sur le comportement de ponte, chez une Guêpe a chaîne nerveuse abdominale sectionnée (Guêpe 316).

D	Po	Ess Po				C. Ess. Po	Si So	L	Nid
		i	Ph						
			br	im	t. s.				
2-VII-1958	0						316>363>317	20	14-58
3	0		1			3,4		22	
4	0	1	3					22	
5	0		1					20+++	
7	0	1						20	
8	0							0	4-57
9	0					0		0	
10	0		2					10	14-58
11	0	1	2			5,2		10	
12	0	3						10	
15	0		1					9+	
16	0	1	2					8	
17	0							0	4-57
18	0							0	
19	0	1	1			0,8		0	
21	0							0	
22	0							0	
23	0	2				2		9	6-58

Légende :

D : Date. — *Po* : Ponte. — *Ess Po* : Essais de ponte (cf. chap. III). — *i* : Essais isolés. — *Ph* : phases d'essais de ponte (explications ci-dessous). *br* : brèves phases; *im* : phases importantes; *t. s.* : phases très soutenues. — *Si So* : Situation sociale (*cf.* chap. VI). — *L* : Nombre de larves; les croix (+) indiquent que certaines larves ont commencé à filer un cocon; elles ont été enlevées. — *C. Ess. Po* : cadence d'essais de ponte (explication ci-dessous).

Les essais de ponte sont parfois isolés, mais d'ordinaire ils se groupent en phases. Durant l'observation quotidienne, on a noté la plus grande partie des essais isolés et presque toutes les phases (sans dénombrer avec précision les essais qui les composent). D'une façon schématique, les phases ont été réparties en trois catégories : les *brèves phases*, les *phases importantes*, et les *phases très soutenues;* pour fixer un ordre de grandeur, on dira que le nombre d'essais est respectivement compris entre 2 et 5,5 et 10 et supérieur à 10 essais par phase.

De façon arbitraire, on attribue des valeurs aux diverses phases; la valeur 1 étant donnée à un essai de ponte isolé, on a attribué les valeurs 3, 6 et 9, respectivement, aux trois types de phases. En notant chaque jour le nombre d'essais isolés et de phases de chaque sorte, on peut, par simple addition, obtenir un chiffre global qui donne une image de la fréquence des essais durant la journée considérée; le chiffre 34, par exemple, pourra correspondre à la répartition suivante 1 *t. s.*, 3 *im.*, 1 *b.*, 4 *i.*

La moyenne des chiffres journaliers sera, par définition, la *cadence d'essais de ponte* durant la période considérée. Cet indice de l'intensité du comportement de ponte manque sans doute de précision, mais il ne présente pas de biais systématique.

Le tableau montre que la Guêpe ne fait, pratiquement, des essais de ponte qu'en présence de larves.

N. B. — Le couvain comporte des larves de tous âges.

Toutes les larves sont détruites dès qu'elles commencent à filer leurs cocons; sur le tableau, ces destructions sont indiquées par des croix (+).

TABLEAU XII. — INFLUENCE DU COUVAIN LARVAIRE SUR LA PONTE ET LE COMPORTEMENT DE PONTE CHEZ UNE GUÊPE A CHAÎNE NERVEUSE SECTIONNÉE (Guêpe 343).

D	Po	CPo	Ess Po				C ess Po	Si So	L	Nid
			t	ph						
				br	im	t. s.				
11-VI-58	5		1	5	1			343>339>337	0	15-58
12	8		3	4						
13	5		4	2	1					
14	5		4	4	3					
16	2	4,9	2	5	3		22			
17	4			5	2	1				
18	4		4	7						
19	7		3	2	2	1				
20	5		1	3						
21	4		1	1						
23	6		1	5	2				14	7A
24	5		3	6	2				14	
25	4		2	4	4	1			14	
26	4		1	3	2	1		343>337	14	
27	4				4	2			14	
28	4			5	2	2	32		14	
29	0		2	4	1	1			14	
1-VII	3	3,5	1	3	2				14	
2	5		1	4	1				16+	
3	5		2	4	1				16+	
4	1		5	4	2	1			15	
5	4		1	1			18		14+	
7	0			3					14+	
8	2		1	1					0	19-58
9	3		2	2	1	1				
10	3		2	2						
11	1						7,8			
12	3	2		1						
15	1			1		1				
16	1		1	1						
17	0	0,5	1	3		1	11		6	7A
18	1			1					6+	
19	0							383>343>337	5	
20	0						0		5	
22	0								5	
23	0						0	343>337	5	

LÉGENDE : *cf.* tableau XI.

CPo : cadence moyenne de ponte.

Comme pour la Guêpe 316 (tableau XI), la *cadence d'essais de ponte* augmente en présence de couvain larvaire; par contre, la *cadence de ponte* ne varie pas de façon significative.

On indique ci-dessous les valeurs moyennes observées respectivement en l'absence (colonne ω) et en présence (colonne *L*) de couvain larvaire, durant la période qui s'étend du 11-VI au 18-VII.

	ω	L
CPo	3,7	3,1
C ess Po	16,5	25,9

Plusieurs mécanismes interviennent :

— L'éclosion des larves inhiberait l'oviposition de la fondatrice, à la fois physiologiquement et psychologiquement (1).

— Le développement de la ponte en présence de larves âgées de quelques jours est dû à une suralimentation de l'adulte : de telles larves sont nourries avec une nourriture riche en protéines, dont une partie est absorbée par la femelle et provoque le développement de sa ponte (2).

— Le développement, plus important à l'operculation, serait dû à deux facteurs :

1° l'élévation de température, en rapport avec l'avancement de la saison;

2° ensuite — et surtout — la diminution de travail due à une moindre activité nourricière (3).

Discussion. — Comme Morimoto, nous avons reconnu l'augmentation de la ponte à l'operculation; en revanche, nous n'avons observé aucune des deux autres discontinuités signalées.

Nous pensons que l'opinion de cet auteur résulte d'une interprétation erronée d'observations discontinues. On sait en effet (Deleurance, 1957) que les jeunes larves sont nourries d'œufs écrasés; l'éclosion de la couvée entraîne donc une forte oophagie nutriciale (4). Morimoto évaluant la ponte par des contrôles périodiques, il est normal que les œufs détruits échappent à son décompte; d'où l'illusion d'une baisse de la ponte, suivie d'une forte remontée quand cesse l'oophagie nutriciale. On soulignera toutefois que l'oophagie peut, en certains cas, amener une augmentation effective de la ponte par multiplication des cellules libres.

Quant à l'explication proposée par cet auteur pour l'accroissement de la ponte à l'operculation, elle est en contradiction avec l'ensemble de nos résultats.

5° *Conclusions.*

Le milieu peut influencer la ponte de deux manières :

Par voie physiologique. — Les deux agents les plus significatifs nous ont paru être la température et l'alimentation. Notamment, un jeûne lipoprotidique rigoureux entraîne à la longue (en plusieurs

(1) « *Hatching of the larvae would inhibit the oviposition of the founding female both physiologically and psychologically* » (1954 *b*).

(2) « *Such older larvae are fed with food of rich protein content, and a part of the food is also taken by the founding female. Thus the female becomes well fed and consequently her activity of oviposition increases* » (1954, *b*).

(3) « *Decrease of the amont of labour due to the decrease in the breeding activity of the founding female* » (1954, *b*).

(4) Morimoto (1954 *a*) n'attribue qu'une faible importance à cette oophagie; selon lui, les très jeunes larves sont nourries essentiellement de nectar, de salive ou de liquides provenant des proies.

semaines) une stérilisation totale (et réversible) des animaux. L'arrêt brutal de la ponte n'est annoncé par aucune baisse préalable avant le quinzième jour de jeûne. En pratique, le rôle de l'alimentation dans la régulation de la ponte nous paraît réduit, dans les conditions de notre étude.

Par voie éthologique. — Le milieu est la source de stimulations qui influencent la ponte; les principaux éléments stimulants dont le rôle a été reconnu concernent le territoire de ponte, le couvain operculé et le groupe social (1). Tous trois agiraient directement sur le comportement de ponte et non par l'intermédiaire d'une action sur la physiologie de l'ovaire.

L'étude de ces facteurs éthologiques conduit à admettre que la Guêpe n'exprime généralement pas la totalité de sa fécondité potentielle : une inhibition s'oppose à la ponte de tous les œufs produits. Ce fait permet à une influence d'ordre purement éthologique d'agir sur la ponte sans modifier le débit ovarien. On conçoit que les divers agents capables d'exercer cette influence soient équivalents, mais ne puissent additionner sans limite leurs actions : toute « désinhibition » provoque un accroissement de la ponte jusqu'à une valeur maximum correspondant au débit ovarien.

On voit que la cadence de ponte ne doit être utilisée comme indice de l'activité ovarienne qu'avec beaucoup de prudence. On ne peut comparer que des pontes effectuées dans des conditions très voisines; c'est pourquoi, afin de limiter les causes de variation, nous avons été conduit, tout au long de cette étude, à éliminer le couvain larvaire et à maintenir en permanence un excès de cellules libres.

L'influence du milieu extérieur, et notamment celle du couvain qui en constitue la forme la plus apparente, donne sa forme caractéristique à l'*évolution normale de la ponte.* L'élément le plus constant de celle-ci concerne l'accroissement de la cadence journalière peu après les premières operculations et à l'apparition des premiers imagos.

---

(1) L'influence du groupe social est étudiée au chapitre VII.

CHAPITRE II

RELATIONS ENTRE PONTE ET ACTIVITÉS REPRODUCTRICES

On a déjà souligné l'amplitude des variations individuelles chez le Poliste : une population de fondatrices, notamment, constitue un ensemble hétérogène de sujets très diversement féconds.

Certains auteurs (Rau, Pardi) ont décrit dans le guêpier une *différenciation* sociale des comportements. Avant d'affirmer son existence, on doit examiner dans quelle mesure l'hétérogénéité foncière de la population retentit sur les comportements. L'existence de différences entre individus, dans une société, n'implique pas fatalement celle d'une *différenciation sociale.*

La variabilité des pontes est due, au moins en partie, à des différences physiologiques intrinsèques. Or, la physiologie de l'ovaire influence le comportement de façon très variable d'un groupe zoologique à l'autre. Sans chercher à en déceler la signification (causalité ou facteur corrélatif), nous avons étudié les relations qui unissent la ponte aux diverses formes du comportement reproducteur chez le Poliste.

I. — PONTE ET ACTIVITÉ DE CONSTRUCTION

Les rapports entre la fécondité d'une Guêpe et l'activité constructrice ont été étudiés par Deleurance (1954, 1955 *a*, 1957). Nous ne ferons guère, en certains cas, que répéter ses conclusions, confirmées par nos propres observations.

On rappelle que Deleurance (1954, 1957) a reconnu deux types d'activité bâtisseuse, dont le déclenchement répond à des stimuli différents. La manifestation du comportement bâtisseur d'*origine interne* (ou comportement bâtisseur « *spontané* ») serait liée à la présence d'une impulsion de ponte n'ayant pu aboutir à l'émission d'un œuf faute de cellule libre. Par l'intermédiaire du thème cyclique de construction (Cpd→CC→C_1), la fondation et l'accroissement du nid ont pour cause commune la mise en jeu de cette activité. Le comportement constructeur d'*origine externe* se déclenche à la suite d'un stimulus immédiat qui réside dans la présence d'un couvain actif. Il conduit exclusivement à la surélévation des alvéoles.

1° Activité bâtisseuse d'origine interne.

Une fondatrice très peu fertile n'a pas d'*activité bâtisseuse* d'*origine interne* importante. Pour Deleurance, ce fait résulte de sa faible fécondité. Il en voit une preuve dans la disparition de cette activité après ovariectomie (1955 *a*).

Il en découle une conclusion importante : dans un guêpier polygyne, la participation d'une Guêpe peu féconde à l'activité bâtisseuse d'origine interne (multiplication alvéolaire) reste à peu près nulle, quel que soit son rang social. L'expérimentation le démontre facilement.

Si les Guêpes peu fertiles ont une faible activité bâtisseuse « spontanée », tous les sujets très féconds ne manifestent pas, et de loin, la même intensité dans le travail. Certains, même en position α, assument la plus grande partie du travail cartonnier. Au contraire, chez d'autres, tout aussi féconds, l'activité de construction reste rudimentaire. En polygynie, quel que soit leur rang, ils participent très peu à la construction.

En résumé, nos observations se ramènent à deux constatations fondamentales :

— les femelles peu fertiles ont toujours une faible activité bâtisseuse spontanée;

— les femelles très fécondes ont généralement une activité bâtisseuse spontanée importante. Mais la fécondité d'une femelle ne donne pas l'indice sûr de son activité bâtisseuse d'origine interne.

2° Activité bâtisseuse d'origine externe.

Nous n'avons pas noté de relation entre la ponte d'une Guêpe et son activité bâtisseuse d'origine externe. Les ouvrières et les fondatrices ovariectomisées continuent à répondre à la présence de couvain actif par la surélévation cellulaire. Mais les fondatrices-filles en diapause et de nombreux sujets à ovaires épuisés en sont incapables.

La relation entre l'activité bâtisseuse d'origine externe et la physiologie de l'ovaire semble tout à fait problématique.

II. — PONTE ET ACTIVITÉ NOURRICIÈRE

Tout comme le comportement bâtisseur d'origine « externe », le comportement nourricier ne semble pas lié de façon précise à la ponte; il peut apparaître chez les sujets très peu féconds, les ouvrières stériles, les fondatrices ovariectomisées (Deleurance, 1955 *a*), mais non chez les Guêpes en diapause ovarienne, ni chez certains sujets épuisés (bien que la trophallaxie subsiste dans ce cas).

III. — PONTE ET OOPHAGIE DIFFÉRENTIELLE

L'oophagie différentielle (1) constitue un trait à peu près constant du comportement de la fondatrice chez *Polistes gallicus* L., mais tous les sujets ne l'expriment pas avec la même rigueur. Certains ne laissent subsister aucun œuf étranger; d'autres manifestent une tolérance relative et en respectent une partie (2).

La destruction de l'œuf implique deux phénomènes distincts : un « choix » entre plusieurs catégories d'œufs et une intolérance envers les œufs étrangers, plus ou moins forte selon les individus. C'est la variation de l'intolérance avec la cadence de ponte que nous nous proposons maintenant d'étudier.

Dans ce but, on a relevé dans le tableau XIII les nombres d'œufs pondus et détruits par 15 Guêpes, α en digynie, durant des périodes connues. Le nombre des œufs étrangers rencontrés n'étant pas constant, on a calculé dans chaque cas le pourcentage d'oophagie, c'est-à-dire la proportion (exprimée en %) des œufs détruits parmi les œufs étrangers, âgés de moins de 24 heures (3), rencontrés par l'animal (c'est-à-dire $\left(\frac{Oo \times 100}{\omega e}\right)$. On voit que ce pourcentage varie avec la ponte; les animaux très féconds détruisent la quasi-totalité des œufs étrangers rencontrés ($\% > 90$); ceux qui pondent peu en respectent un plus grand nombre ($\% < 50$).

L'imprécision des résultats et le caractère approximatif de l'indice employé (4) rendraient illusoire le calcul d'une corrélation entre cadence de ponte et pourcentage d'oophagie. On se bornera à constater qu'un sujet dont la ponte dépasse 1,8 ω/j a toujours manifesté une forte oophagie différentielle ($\%$ Oo > 70).

L'observation détaillée montre, cependant, que les rapports entre l'intensité de la ponte et celle de l'oophagie ne reflètent pas un lien de causalité directe. Une ovariectomie ou un abaissement de la cadence de ponte (par vieillissement ou intervention expérimentale sur la physiologie ovarienne) ne retentit pas immédiatement sur l'oophagie. Le pourcentage d'oophagie peut rester supérieur à 70 % durant plu-

(1) C'est-à-dire la destruction sélective des œufs pondus par les autres Guêpes (= œufs *étrangers*).

(2) Nous négligeons ici la différenciation sociale des comportements, qui apparaît en polygynie. Ce qui suit ne s'applique, en toute rigueur, qu'à des femelles sans compagne ou occupant le rang α dans une société polygyne.

(3) Il existe un gradient temporel précis dans l'oophagie; plus l'œuf est jeune, plus il est détruit facilement.

(4) La valeur du pourcentage d'oophagie dépend du nombre d'œufs étrangers *rencontrés;* la Guêpe les détruit plus facilement en totalité s'ils sont peu nombreux. En outre, la destruction ou l'acceptation d'un œuf peut tenir à des causes accidentelles.

Tableau XIII. — Relations entre cadence de ponte et oophagie différentielle

♀	*Du*	*Po*	*CPo*	*ωe*	*Oo*	%	*Cou*
Rtga$_5$ 55-2	24	139	5,8	62	57	92	—
Rtpa$_4$ 55-1B	13	60	4,6	34	32	94	—
Rtp 55-1B	14	40	2,8	37	35	95	—
Rtd 55-1B	49	128	2,6	48	43	89	—
Po 11-b$_1$ θ	9	22	2,4	13	10	77	—
Rtda$_5$ P. b. q.	11	24	2,2	23	20	87	—
Ra$_2$ 55-1A	13	26	2	12	10	83	—
Ra$_3$ 55-1B	9	18	2	15	13	87	—
Rtga$_2$ 13a$_1$ 54	18	35	1,9	18	14	78	+
Ral 55-1A	36	62	1,7	30	25	83	—
Rtga$_3$ 55-1A	21	36	1,7	10	4	40	—
Ra$_4$ 55-1A	17	22	1,3	35	15	43	—
Ra$_5$ 55-1B	22	26	1,2	7	4	57	—
Rtga$_5$ con. θ	35	23	0,7	32	18	56	+
Rtga$_4$ con. θ	34	15	0,4	53	20	38	+

Légende :

♀ : Matricule du sujet. — *Du* : durée (en jours) de la période. — *Po* : nombre d'œufs pondus. — *CPo* : cadence journalière de ponte moyenne. — *ωe* : nombre d'œufs étrangers d'âge inférieur à 24 heures rencontrés. — *Oo* : nombre d'œufs (d'âge inférieur à 24 heures) détruits (= Oophagie). — % : Pourcentage d'oophagie : $\frac{Oo \times 100}{\omega e}$. — *Cou* : composition du couvain, larves (+) ou œufs seuls (—).

Le tableau montre clairement que les sujets très féconds sont, toutes choses égales d'ailleurs, plus fortement oophagiques que les sujets peu féconds.

N. B. — Les nids indiqués comme comportant des larves, contiennent surtout des larves âgées. Celles-ci provoquent en général peu d'oophagie nutriciale (Gervet, 1956).

sieurs semaines après que la cadence de ponte soit ramenée au-dessous de 1,7 ω/j.

On observe, en outre, des individus aberrants qui manifestent une oophagie différentielle stricte alors que leur fécondité apparente est faible.

Par contre, dans certains guêpiers digynes exceptionnels, il n'existe pas d'oophagie différentielle. Les œufs des deux Guêpes subsistent; il en résulte une croissance rapide du nid.

IV. — PONTE ET DOMINANCE SOCIALE

A la suite de certains auteurs, mais d'une façon quelque peu différente, nous avons défini une échelle de dominance sociale dans le guêpier de *Polistes gallicus* L.

La relation entre la fécondité et la dominance s'avère complexe; elle n'indique pas une causalité directe. Son étude sera abordée plus loin (chap. V).

CONCLUSIONS

Le comportement reproducteur d'une fondatrice comprend les diverses activités (construction, ponte, récolte de proies) qui conditionnent la reproduction de l'espèce.

Toutes les Guêpes n'ont pas les mêmes capacités éthologiques intrinsèques. Les différences individuelles paraissent liées, au moins dans certains cas, à des différences d'ordre physiologique qui peuvent concerner le fonctionnement de l'ovaire.

La relation entre comportement reproducteur et physiologie ovarienne est complexe. Tout à fait problématique pour certaines formes de comportement (nourrissement des larves, surélévation alvéolaire...) qui persistent après ovariectomie, elle est plus significative, encore que peu stricte, pour d'autres (construction de nouvelles cellules, oophagie différentielle...). En aucun cas, la connaissance de la fécondité ne permet d'inférer avec certitude le degré de développement des diverses activités.

Les *bonnes reproductrices,* qui mènent facilement à bien toutes les activités liées à l'évolution normale du guêpier, ont d'ordinaire une fécondité égale ou supérieure à la moyenne. Mais des femelles très fécondes peuvent être également de *médiocres reproductrices :* certaines fonctions restent rudimentaires et, à la limite, elles sont incapables d'assurer le développement d'un guêpier en l'absence de compagne. Les Guêpes peu fécondes sont souvent de médiocres reproductrices.

Par définition, on appelle *Guêpes à équipement éthologique complet* les individus qui présentent, dans leur comportement, l'intégralité des caractéristiques éthologiques de l'espèce. Toutes les formes du comportement reproducteur sont bien représentées (*cf.* Steiner, 1962). Seuls ces animaux sont capables de mener à bien une fondation monogyne jusqu'à l'apparition des ouvrières.

La déficience éthologique d'un sujet à comportement incomplet peut ne porter que sur une seule activité (par exemple l'activité bâtisseuse ou nourricière) (1); elle n'en suffit pas moins à lui interdire toute reproduction en monogynie.

En polygynie, par contre, les déficiences peuvent être compensées par la compagne. On observe alors une division du travail *de facto*; on conçoit, cependant, que celle-ci ne correspond pas, dans ce cas, à une *régulation sociale* (Grassé, 1952) mais à la juxtaposition de variations individuelles fortuites (*cf.* Rabaud, 1929). La démonstration d'une régulation sociale exige le démasquage des individus éthologiquement incomplets et la connaissance préalable de l'équipement éthologique des sujets réacteurs (Deleurance, 1957).

(1) Selon Brian M. V. et Brian A. D. (1951) chez *V. sylvestris* Scop. « *a queen tends to be good or bad at most of the activities which can be considered as contributing to the success of the nest* ». Il n'en est pas ainsi chez *Polistes*.

CHAPITRE III

ESSAI D'ANALYSE ÉLÉMENTAIRE DU COMPORTEMENT DE PONTE

La ponte, chez le Poliste, constitue un comportement cyclique. Chaque jour, l'animal présente un certain nombre de phases spécifiques d'activité, dites *phases de ponte*.

Chaque phase de ponte présente elle-même un cycle de réactions élémentaires se succédant dans un ordre défini. Le cycle n'est complet que s'il comporte une ponte effective. Nous avons essayé d'analyser le déterminisme et l'enchaînement des réactions.

I. — DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES

D'une façon arbitraire, nous décomposons la phase de ponte en cinq activités élémentaires successives, désignées par des noms ou des sigles :

*1° **Mobilité.*** — La Guêpe entre en mouvement, le cas échéant retourne au nid (1), et parcourt la surface du gâteau de manière soutenue. Ces déplacements peuvent s'accompagner d'une palpation superficielle par les antennes. Toute phase de ponte débute par une période de *mobilité apparemment non spécifique*.

*2° **Ipl.*** — La Guêpe, pattes agrippées au gâteau, abdomen légèrement arqué, plonge la tête dans une cellule. Elle s'immobilise brièvement, tapote des antennes le fond de l'alvéole, puis ressort, se détourne et reprend les mêmes manœuvres, soit dans la même cellule, soit, plus généralement, ailleurs.

Nous appelons ce comportement *inspection avec plongeons dans la cellule (Ipl)*. C'est une *visite cellulaire*.

(1) En l'absence de couvain actif, certains sujets ne séjournent au nid que lors des phases de ponte.

3° ***Ess Po.*** — Aussitôt après une manœuvre d'*Ipl,* l'animal se retourne (1), recourbe son abdomen et l'introduit dans l'alvéole qu'il vient de palper. Il s'immobilise presque complètement, mais de façon peu prolongée; seul l'abdomen exécute des mouvements divers, l'extrémité distale restant la plus mobile. C'est l'*essai de ponte (Ess Po).*

On notera, à ce propos, que l'abdomen est d'ordinaire dirigé vers les dièdres les plus proches du centre du gâteau (du moins quand le gâteau est horizontal). Selon Morimoto (1953-1954), ce phénomène, qui entraîne la localisation prépondérante des œufs dans « the corner directed to the center of the nest », est surtout visible dans les nids de petite taille; nous l'observons cependant de façon tout aussi nette dans les alvéoles périphériques des grands gâteaux. Il ne constitue selon nous qu'une conséquence banale entraînée par la *posture de ponte* (*cf.* fig. 5).

Fig. 5.
Représentation schématique de la posture de ponte à la périphérie du nid.

Quand il pond dans un alvéole situé à la périphérie du nid, l'animal s'agrippe aux cellules plus centrales jouxtant celle qu'il utilise, dirigeant ainsi sa tête vers le centre du nid. De ce fait, la pointe de l'abdomen, recourbé ventralement, vient s'appuyer contre l'un des dièdres de l'alvéole les plus proches du milieu du gâteau cellulaire.

Cette localisation statistique serait due à une posture préférentielle. Le réflexe postural, par contre, ne joue pas quand la ponte se fait dans un alvéole central; la localisation de l'œuf est alors à peu près aussi répandue dans les divers dièdres de l'alvéole.

Le nid s'accroissant au fur et à mesure de la ponte, on conçoit (du moins au cours du premier cycle de multiplication alvéolaire — *cf.* Deleurance, 1957) que presque tous les alvéoles sont garnis alors qu'ils se trouvent à la périphérie du gâteau; dans un nid jeune la plupart des œufs sont donc placés dans la partie de l'alvéole la plus proche du centre du nid.

Par contre, quand la Guêpe pond dans des alvéoles centraux (libérés par oophagie nutriciale, par naissance d'imagos, etc.), la posture de ponte n'est pas nettement orientée par rapport au centre du nid et les œufs se répartissent plus uniformément entre les divers dièdres de l'alvéole.

4° ***Ponte.*** — La Guêpe se fige dans une attitude caractéristique qui constitue la *posture de ponte.* L'abdomen est engagé dans l'alvéole, son extrémité restant très active; les scapes sont dressés, et les funicules dirigés vers le bas. Bientôt un œuf est déposé : c'est l'*acte de ponte,* qui peut être annoncé par une légère oscillation des antennes. Celles-ci reprennent ensuite leur mobilité normale et la femelle sort de l'alvéole (2).

L'immobilisation du sujet dure 1 à 2 minutes; elle atteint exceptionnellement près d'une heure.

(1) Parfois la rotation n'est pas de 180° et l'abdomen est alors introduit dans un alvéole jouxtant celui qui vient d'être palpé. Il y a alors erreur dans l'ajustement postural.

(2) Sauf dans les cas, rares, où plusieurs œufs sont émis, coup sur coup, dans la même cellule.

5° ***Ipaω.*** — Après avoir pondu, la Guêpe sort aussitôt de l'alvéole. Puis elle palpe son œuf d'une manière caractéristique, soit immédiatement, soit après un délai : c'est l'*Ipaω (Inspection par palpations antennaires de l'œuf).*

Cette manœuvre peut être très brève ou prolongée durant quelques minutes; elle est généralement répétée.

L'*Ipaω* clôt le cycle de réactions composant le comportement de ponte.

La durée totale d'une phase de ponte varie dans de larges limites. Parfois l'animal sort de son immobilité et pond en quelques minutes; parfois, au contraire, le déroulement des diverses activités exige plus d'une heure.

Quand une phase dure plus qu'à l'accoutumée, son allongement est dû surtout à la répétition des activités initiales. Les *essais de ponte (Ess Po),* surtout chez les reproductrices médiocres, se répètent parfois de façon soutenue durant plus d'une heure. Si la *mobilité* et l'*Ipl,* en l'absence d'*Ess Po,* ne permettent pas de reconnaître en toute certitude la phase de ponte, le contexte de l'observation y supplée avec une approximation suffisante.

La ponte est plus constante dans sa durée : celle-ci dépasse fort rarement 10 minutes. Celle de l'*Ipaω* varie aussi, sans corrélation apparente avec la durée totale de la phase de ponte. L'*Ipaω* peut être très prolongée alors que la ponte a été très rapide et les manœuvres préliminaires presque escamotées.

Enfin, le déroulement des actes peut s'interrompre à un stade variable : la phase comporte alors une immobilisation en *posture de ponte* sans émission d'œuf (1), ou bien se réduit à des *Ess Po,* voire à une simple *mobilité* accompagnée d'*Ipl.*

II. — ANALYSE ÉLÉMENTAIRE DU COMPORTEMENT DE PONTE

On examinera les diverses activités dans l'ordre de leur succession; pour des raisons de commodité on a groupé les deux premières.

A. — MOBILITÉ ET IPL

Chez le Poliste, toute activité définie débute par une période de mobilité apparemment non orientée; ensuite apparaissent des comportements plus spécifiques (nourrissement, dépôt de miel, construction...).

(1) Dans ce cas, nous l'enregistrons sous le sigle *Po neg (= Ponte négative).*

Les manœuvres d'*Ipl* sont déjà le signe d'une activité plus différenciée (1).

La perception d'un alvéole disponible ne suffit pas à déclencher l'*Ess Po*, qui est l'activité immédiatement ultérieure. La stimulation liée à la cellule *libre* ne devient *significative* (Grassé, 1944) que si, au préalable, l'état réactionnel s'est modifié. Le passage à l'*Ess Po* implique donc deux conditions nécessaires :

— une modification de l'état interne qui sensibilise la Guêpe à la cellule libre; elle se fait plus rapidement quand la motivation est forte;

— une stimulation significative, fournie par la cellule libre.

Si l'une d'entre elles n'est pas réalisée, l'*Ipl* se prolonge indéfiniment jusqu'à ce que la phase disparaisse d'elle-même.

B. — ESS PO

C'est la première activité spécifique. Aussi ne peut-on reconnaître en toute certitude une phase de ponte qu'à partir de l'*Ess Po*.

1° Etude préliminaire.

L'observation suggère les remarques suivantes :

a) La manifestation du comportement de ponte paraît liée à la présence d'un ovaire mûr en activité; en effet :

Une Guêpe en période de diapause ovarienne ne présente jamais la réaction d'*Ess Po;*

Une Guêpe qui devient stérile cesse rapidement ses *Ess Po*.

Chez une forte pondeuse, la plupart des *Ess Po* sont suivis d'une oviposition à brève échéance; ils sont donc liés à la présence d'un œuf. Chez les Guêpes médiocres, et surtout les femelles sur le déclin, l'oviposition est précédée par un nombre plus élevé d'*Ess Po*.

La dissection prouve que la présence d'un œuf dans les ovaires n'entraîne pas fatalement la manifestation du comportement de ponte.

b) L'*Ess Po* est étroitement conditionné par la présence d'une cellule libre. En l'absence d'une telle cellule, la fondatrice n'exécute normalement aucun *essai de ponte* (2).

(1) Il y a également des *visites cellulaires* (Deleurance, 1957) en d'autres occasions (dépôt de miel, construction ...).

(2) Les ouvrières pondeuses n'ont pas les mêmes exigences concernant la vacuité des cellules et pondent couramment dans un alvéole déjà pourvu (Marchal, 1896). L'utilisation accidentelle, par une fondatrice, d'une cellule déjà pourvue peut résulter de différentes causes : notamment défaut de perception (œuf ou larve masqué par du miel, ayant une localisation aberrante ...), réflexe de retournement atypique (*cf. supra*, note 1, page 650) œufs émis coup sur coup sans interruption... La fréquence d'une telle « erreur » est généralement faible.

2° *Etude expérimentale.*

Trois séries d'interventions furent exécutées :
— traitement des antennes par des solutions de Potasse;
— ovariectomie;
— section de la chaîne nerveuse abdominale.

1° Traitement des antennes par des solutions de potasse. — Une palpation de l'alvéole par les antennes précède et annonce l'*essai de ponte*; pour étudier son effet, on a cherché à détruire les récepteurs des stimulations en rapport avec la ponte.

Cette destruction, par bains dans des solutions de potasse, provoque un arrêt dans le déroulement du comportement de ponte au stade *Ipl* (1).

L'*Ess Po* serait donc déclenché par une stimulation frappant des récepteurs placés sur les antennes. Leur lésion retentit sur l'*Ess Po* et la rigueur de cette action dépend de la sévérité du traitement (*cf.* GERVET, 1964, tableau I).

L'importance du rôle des cellules libres (GERVET, 1956) suggère que celles-ci sont à l'origine de cette stimulation. Une Guêpe privée de ses récepteurs se trouve donc dans la situation d'une Guêpe qui ne rencontre aucune cellule libre.

2° Ovariectomie. — Nous n'avons pratiqué que des ovariectomies partielles, de sévérité variable, intéressant le germarium et la plus grande partie (voire la quasi-totalité) des ovarioles.

La femelle, privée de la plus grande partie de ses ovaires, garde d'abord un comportement de ponte inchangé; puis, tout à coup, *Ess Po* et *Po* cessent simultanément.

Il est vraisemblable que l'arrêt de la ponte coïncide avec l'émission du dernier œuf contenu dans le tractus génital : l'animal opéré continuerait à faire des *Ess Po* tant que ses ovaires contiennent des œufs.

Lors des expériences d'ovariectomie, on a pu noter qu'un œuf sain, situé dans la cavité générale, ne détermine pas, à lui seul, d'*Ess Po*.

Il y a donc une étroite relation entre le comportement de ponte et l'activité ovarienne; elle implique l'existence d'un message provenant de l'ovaire et atteignant les centres nerveux supérieurs.

Deux voies sont ouvertes pour un tel message :
— la voie nerveuse;
— la voie humorale.

Pour éprouver leurs rôles respectifs on a interrompu l'une d'elles expérimentalement, en l'occurrence la voie nerveuse.

(1) On contrôle l'efficacité du traitement par la disparition de l'*oophagie différentielle* (*cf.* GERVET, 1956).

3° Section de la chaîne nerveuse abdominale. — Elle est d'ordinaire sectionnée entre l'antépénultième et l'avant-dernier ganglion ; on a opéré aussi à d'autres niveaux (*cf.* tableau XIV).

Tableau XIV. — Influence sur le comportement de ponte, d'une section de la chaîne nerveuse abdominale

Ni	I			II			III			IV						V		
	♀	ω	*Ess Po*	♀	ω	*Ess Po*	♀	ω	*Ess Po*	♀	ω	*Ess Po*	♀	ω	*Ess Po*	♀	ω	*Ess Po*
♀	333	0	+	368	3	+	304	0	+	262	0	+	347	2	+	356	26	+
	369	0	+				324	4	+	308	29	+	349	15	+			
										316	3	+	396	31	+			
										343	109	+	400	2	+			

Légende :

Ni : Niveau de la section. I : en avant du premier ganglion abdominal (1) ; II : entre le premier et le deuxième ganglion abdominal ; III : entre le deuxième et le troisième ganglion abdominal ; IV : entre le troisième et le quatrième ganglion abdominal ; V : entre le quatrième et le cinquième (dernier) ganglion abdominal. — ♀ : Matricule. — ω : Nombre d'œufs pondus après l'opération. — *Ess. Po* : Essais de ponte exécutés après l'opération. + : l'animal a exécuté des essais de ponte ; — : l'animal n'a pas exécuté d'essais de ponte.

La section de la chaîne nerveuse abdominale ne supprime pas les *Ess Po*. La ponte n'est arrêtée que par une section opérée en avant du premier ganglion abdominal. Sur les 14 sujets étudiés, 10 ont pondu après l'opération et tous ont exécuté des *Ess Po*. La ponte, cependant, n'est généralement pas durable : dans quatre cas seulement elle a dépassé 20 œufs.

Quand la section est assez antérieure, l'*Ess Po* n'est qu'esquissé. Il s'agirait là d'un phénomène secondaire lié à l'impossibilité pour l'animal de commander ou de coordonner des muscles postérieurs au niveau de l'opération.

(1) On sait que, anatomiquement, le ganglion correspond en fait au second segment abdominal.

L'observation révèle les faits suivants :

— Tout d'abord, certaines Guêpes, pour des raisons que nous ignorons, deviennent totalement apathiques. Cette apathie n'est pas spécifiquement liée à l'interruption de la chaîne, puisqu'on l'observe aussi après des opérations n'intéressant qu'un seul connectif (1).

— Dans 4 cas sur 14 (soit 28 %), on a constaté l'arrêt brutal de la ponte. Mais celle-ci peut également rester très forte, voire devenir supérieure à celle d'un animal sain, durant une période prolongée ; ainsi ♀ 343 a pondu près de 110 œufs en 20 jours.

Cependant la ponte cesse souvent au bout de quelques jours. Deux sujets seulement ont donné plus de 30 œufs. Un certain nombre d'œufs, de plus, sont en mauvais état.

— L'opération n'a pas mis fin aux *Ess Po*. Normalement ceux-ci

(1) Ces Guêpes apathiques ne sont pas prises en considération dans ce qui suit.

deviennent, au contraire, plus fréquents et se répètent de façon prolongée, parfois pendant des heures.

La dissection montre qu'un sujet peut continuer à faire des *Ess Po* répétés alors que ses ovaires ne contiennent aucun œuf prêt à être pondu.

— La Guêpe opérée ne s'immobilise plus en *posture de ponte. Le comportement de ponte est bloqué au stade* Ess Po.

— L'animal « se trompe » fréquemment de cellule lors des *Ess Po*; à la suite d'un *Ipl* il se retourne et plonge son abdomen dans une cellule quelconque. Si le niveau de l'opération est assez antérieur, l'abdomen perd une grande partie de sa mobilité et n'est plus introduit dans l'alvéole.

Les *Ess Po* et la *ponte* ne sont plus coordonnés. Les œufs sont pondus d'une manière anarchique et n'importe où. Alors que les *Ess Po* restent rigoureusement commandés par la présence du gâteau, celui-ci ne contrôle plus l'émission de l'œuf. Enfin, on note que celle-ci n'est suivie d'aucune *période réfractaire (cf. infra)*.

On peut encore préciser que le nombre des cellules libres, le milieu social (tableau XV) et le couvain operculé gardent leur influence sur les *Ess Po* (et non sur l'oviposition).

— Plus le niveau de la section est élevé, plus sévères sont les conséquences sur la ponte (*cf.* tableau XIV). En outre, les *Ess Po* ont un aspect plus fruste par suite de la paralysie de l'abdomen.

— Enfin, la ponte n'est plus suivie par les manœuvres d'*Ipa*ω, si caractéristiques du déroulement normal.

Conclusions. — Ni l'*Ess Po* ni la *ponte* n'exige l'intégrité des connexions de la chaîne nerveuse abdominale.

— Celle-ci est cependant nécessaire à la coordination de ces deux activités ainsi qu'à l'exécution des éléments de comportement postérieurs au stade *Ess Po*.

— Il faut souligner que toutes ces modifications ont un caractère immédiat : elles se manifestent d'emblée, sans aucune transition, après l'opération.

3° Analyse.

*1° Facteur causal interne de l'***Ess Po** *(motivation).* — La présence d'un ovaire en activité s'accompagne d'une influence sur le système nerveux central qui conditionne la phase de ponte.

Cette influence n'est pas liée à l'existence d'un message cheminant de l'ovaire au cerveau par voie nerveuse puisque :

a) elle persiste après section de la chaîne nerveuse ventrale;

b) les dissections ne montrent aucun connectif susceptible de conduire le message après l'opération (fig. 6).

TABLEAU XV. — INFLUENCE DU MILIEU SOCIAL SUR LA FRÉQUENCE DES *Ess Po* CHEZ DEUX GUÊPES A CHAÎNE NERVEUSE SECTIONNÉE

♀	308						
DATE	*Ess Po*				*Hié*	*L*	*C Ess Po*
	i	*Ph* br.	*Ph* im.	*Ph* t. s.			
14-VI-1958		7	1	1	308>310>312>306	9	
16	1	4		1		9	20
17		3	1			9	
18		2	1			9	
19		3	1			9	
20		5	4	1		9	
21		4	3	4		9	41
23		2		4		9	
24	1	3				9	
25		1	1	2		10	
26		1	3			10	46
27		2	7	2		10	
28	1	5	3	4		11	
30					327>308>310>312	11	
1-VII-1958					312>306	11	
2						11	
3		2				6	0,9
4						9	
5						10	
7						8	
8		1			308>310>312>306	7	
9	2	2				5	6,7
10		3				5	
11					310>308>312>306	5	
12						5	
15						3	0
16						2	
17						2	
18						5	
19						8	

396						
DATE	*Ess Po*				*Hié*	*L*	*C Ess Po*
	i	*Ph* br.	*Ph* im.	*Ph* t. s.			
26-VI-1958		2	2		396>322>381>377	10	
27		1	4	1	377>319	10	
28		2	5	1		10	27
30		4	1			7	
1-VII-1958		3		1		6	
2		3				5	
3		4	1			5	
4	4	3				5	9
5	1	2				3	
7	1					3	
8		2				4	
9					327>396>322>381	7	
10					381>319	5	
11						6	
12						5	0,4
15						5	
16		1				4	
17						2	
18						1	
19	1				396>322>381>319	1	
21		2				1	3,7
22	2	2				1	
23						0	

L'influence s'exercerait donc par voie humorale. La présence d'un ovaire actif s'accompagne de la production d'un agent humoral qui met l'animal « en charge », déterminant ainsi la motivation de ponte.

Quand la chaîne nerveuse est intacte, les *Ess Po* semblent étroitement conditionnés à chaque instant par la présence d'œufs dans les ovaires (1).

Après section de la chaîne nerveuse, les *Ess Po* peuvent persister quand les ovaires ne contiennent plus d'œufs.

Conclusions. — L'*Ess Po* serait fondamentalement contrôlé par un état humoral particulier lié à l'activité d'un ovaire fonctionnel. Cet état commande la motivation de ponte qui se traduit par des *Ess Po* en présence de la situation appropriée.

En outre, chez le sujet normal, l'*Ess Po* reste étroitement lié à la présence d'un œuf prêt à être pondu. Cette condition disparaît quand on interrompt la chaîne nerveuse abdominale. On doit conclure qu'un message essentiel centripète emprunte cette voie. Nous chercherons à déterminer sa nature.

2° ***Inhibition des essais de ponte.*** — Chez les Guêpes qui conservent un comportement de ponte après section de la chaîne nerveuse, les *Ess Po* deviennent souvent plus fréquents, voire quasi incessants. De plus, leur distribution durant la journée présente une certaine anarchie. En particulier, elle ne dépend plus du moment de l'oviposition et celle-ci ne met pas fin aux *Ess Po* comme chez le sujet normal.

Chez la femelle intacte, un influx centripète, empruntant la chaîne ventrale, déterminerait donc en certaines occasions une inhibition des *Ess Po*. Ainsi, le système nerveux, par le jeu d'une inhibition notamment, détermine la coordination entre les *Ess Po* et l'oviposition, ainsi que le choix du moment où l'œuf est pondu.

(1) Sauf, peut-être, dans le cas douteux de certaines Guêpes vieillissantes.

Légende du tableau XV.

Légende : *cf.* tableau XI.

L : Nombre de larves existant sur le nid. — *Hié* : Hiérarchie sociale.

La cadence d'essais de ponte est tombée brutalement à l'occasion de changements dans la *hiérarchie sociale*. Ce facteur a été étudié ailleurs (Gervet, 1962) ; ici on se bornera à souligner la sensibilité aux influences extérieures des essais de ponte chez les Guêpes à chaîne nerveuse sectionnée.

N. B. — La Guêpe 308 qui, le 11 juillet, a cessé brutalement ses *Ess Po* à l'occasion d'un changement dans la hiérarchie, est disséquée 8 jours plus tard ; ses ovaires présentent un aspect filiforme et ne contiennent que quelques ovocytes dégénérés de taille réduite. Il paraît peu probable que de tels ovaires aient contenu des œufs mûrs le 10 juillet, quand la Guêpe faisait des *Ess Po*. Chez une Guêpe à chaîne nerveuse sectionnée, la présence d'un œuf prêt à être pondu ne semble pas une condition nécessaire de l'*Ess Po*.

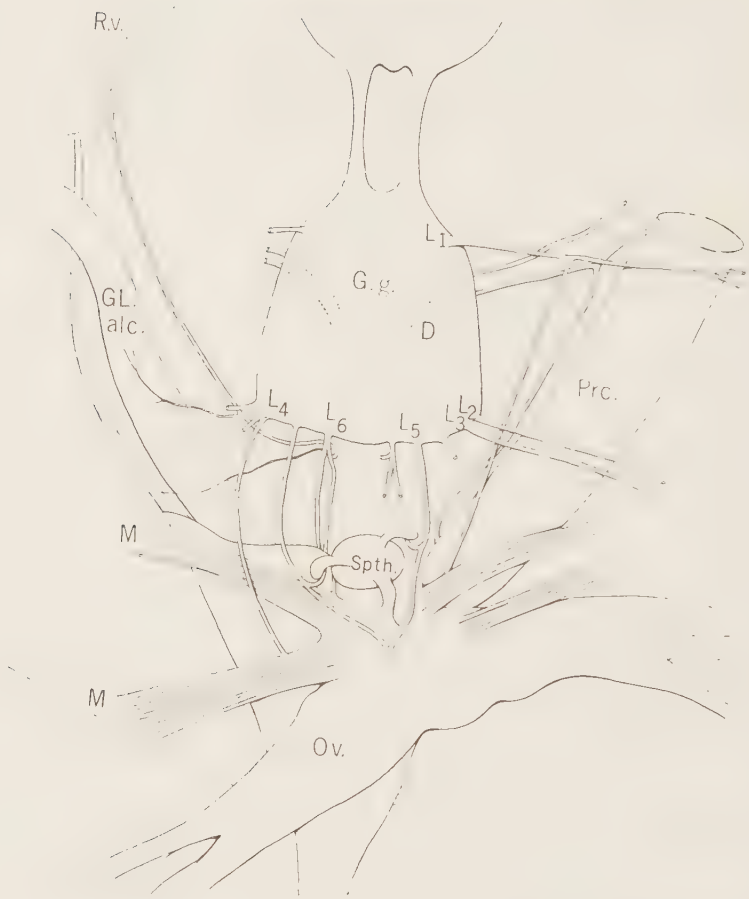


Fig. 6. — *Innervation schématisée de la partie postérieure de l'abdomen chez la femelle de Polistes* (vue ventrale).

Légende :

R. v.	: Réservoir à venin (les glandes acides n'ont pas été figurées).
Prc.	: Proctodeum.
Spth.	: Spermathèque.
M.	: Muscles.
Ov.	: Ovaires (rabattus).
Gl. alc.	: Glande alcaline.
L_1, L_2, *D*...	: Troncs nerveux.

On se limite au dernier ganglion abdominal (ganglion génital). Sept paires de troncs nerveux en sortent; six ont des racines placées sur les côtés du ganglion (*L*), en position légèrement ventrale; les racines de la septième sont dorsales (*D*).

— Le tronc L_1, issu de la partie antérieure du ganglion, paraît innerver les muscles de la paroi du corps; une branche s'en détache et va au plus postérieur des deux muscles insérés sur la paroi du vagin.

— Le tronc L_2 sort du ganglion au voisinage de l'angle latéro-postérieur de celui-ci. Il innerve les muscles de la paroi du corps.

— Le tronc L_3 innerve les muscles de la paroi du corps. Les racines de L_2 et L_3 montrent parfois une tendance à la coalescence.

— Le tronc L_4 innerve le plus antérieur des deux muscles insérés sur la paroi

En deux circonstances au moins cette inhibition a été mise en évidence :

a) L'émission de l'œuf met temporairement fin aux *Ess Po*; même si les ovarioles contiennent encore un œuf mûr, l'animal entre dans une *période réfractaire*, durant laquelle sa motivation ne peut pas se traduire par des *Ess Po*. Cette période n'existe plus après section de la chaîne ventrale.

L'oviposition est donc à l'origine d'un message centripète, lié au passage de l'œuf (par suite d'une sensation interne ?), qui atteint les centres nerveux supérieurs et déclenche une inhibition responsable de la période réfractaire.

Il est difficile de localiser les centres; sans doute le message ascendant part-il du ganglion génital; celui-ci en effet assure l'innervation de l'ovaire (*cf.* fig. 6).

b) Chez les Guêpes ovariectomisées, la disparition des *Ess Po* coïncide avec la disparition des œufs. Il est peu concevable que l'arrêt soit dû à une modification instantanée de l'état humoral; celui-ci serait donc incapable d'induire des *Ess Po* quand la femelle n'a pas d'œufs à pondre.

Le ganglion génital enverrait au cerveau un message centripète qui déclencherait une inhibition des *Ess Po*. Celle-ci serait levée dès que l'ovaire contient un œuf, sans doute par suite d'une stimulation (interoceptive) agissant sur le ganglion génital. Ce dernier envoie alors aux centres nerveux supérieurs un message qui provoque une levée d'inhibition : les *Ess Po* peuvent alors reprendre.

*3° **Résumé et synthèse.*** — Relations entre *ponte* et *Ess Po*.

Chez la femelle intacte, l'*Ess Po* est en étroite corrélation avec la présence d'un ovaire actif. L'action serait double :

Par voie humorale. — L'activité de l'ovaire s'accompagne d'un état humoral particulier (1) qui se traduit par la *motivation de ponte*.

(1) Nous ne concevons pas cet état humoral comme obligatoirement déterminé par l'activité endocrine de l'ovaire.

---

du vagin. Les racines de L_3 et L_4 montrent parfois une tendance à la coalescence (c'est le cas sur le côté gauche de figure).

— Le tronc L_5 innerve le tractus génital. Après avoir émis un fin rameau vers la spermathèque, les troncs droit et gauche se rejoignent médianement sur la face dorsale de l'oviducte commun.

— Le tronc L_6, de fort calibre, innerve l'appareil à venin (au sens large). Il se bifurque très tôt, voire (rarement) se dédouble en deux troncs distincts :

— la branche externe émet un très fin rameau vers le conduit du réservoir à venin puis va à l'un des muscles du bulbe de l'aiguillon;

— la branche interne envoie vers le réservoir à venin un rameau assez gros, dont se détache un très fin filament allant à la glande alcaline; il se rend ensuite à l'autre muscle du bulbe de l'aiguillon.

— Le tronc D, de fort calibre, assure l'innervation du proctodeum. Issu de la face dorsale du ganglion, il se divise rapidement en deux branches : l'une innerve la partie antérieure et l'autre la partie postérieure du proctodeum.

Celle-ci pousse l'animal à faire des *Ess Po* en présence de la stimulation appropriée. Si cette voie est seule utilisée, la Guêpe répète ses *Ess Po* à longueur de journée.

Par voie nerveuse. — L'œuf conditionne la réalisation immédiate de l'*Ess Po*. Suivant les stimulations qu'il reçoit, le ganglion génital envoie des messages ascendants qui participent au contrôle du comportement de ponte.

Ces messages exercent une double action :

a) Ils peuvent déclencher une inhibition des *Ess Po,* notamment en deux circonstances :

— Après l'émission d'un œuf. Celle-ci est à l'origine d'une stimulation (sans doute interne) qui met fin aux *Ess Po (période réfractaire).*

— En l'absence de l'œuf prêt à être pondu.

b) Ils peuvent aussi provoquer la levée de l'inhibition et permettre ainsi le déclenchement des *Ess Po*. Le message correspondant serait envoyé par le ganglion génital, à la suite d'une stimulation interne en rapport avec la présence d'un œuf à la base des ovarioles.

Cette « désinhibition » se combine diversement avec les éléments d'inhibition; elle ne lève pas d'emblée l'inhibition due à la ponte précédente. Les formes de la combinaison seraient à l'origine du *cycle journalier de ponte.*

Conclusions. — L'*Ess Po* serait donc conditionné à la fois par des facteurs humoraux et nerveux; l'état humoral provoque une *motivation de ponte* qui se traduit par une activité élémentaire spécifique : l'*Ess Po*. Grâce aux informations reçues à chaque instant, l'animal contrôle cette activité et la coordonne avec d'autres en un comportement défini.

C. — LA PONTE

On a distingué deux éléments de comportement :

— *la posture de ponte;*

— *l'acte de ponte,* c'est-à-dire l'émission de l'œuf.

1° La posture de ponte.

L'immobilisation en *posture de ponte* implique une action des centres nerveux supérieurs qui met fin aux *Ess Po*; celle-ci exige l'intégrité de la chaîne ventrale, faute de quoi la phase de ponte ne peut s'exprimer au-delà du stade *Ess Po.*

Il y a donc un message ascendant lié à l'*Ess Po.*

A quelle sorte de stimulation le rattacher ? Deux hypothèses se présentent :

a) A une stimulation extéroceptive. On voit difficilement quel élément pourrait intervenir.

La Guêpe peut se figer en *posture de ponte* dans un alvéole dépourvu de fond (réduit à une couronne) ou dans une petite amorce cellulaire. On a pu noter, exceptionnellement, la prise spontanée d'une *posture* « inversée » : tout l'avant du corps plongé dans l'alvéole, la femelle a pondu, l'abdomen brandi hors de la cellule. Dans ce cas, la *posture de ponte* n'a, certes pas été déclenchée par une stimulation externe perçue à la partie postérieure de l'abdomen.

b) A une stimulation d'origine interne; l'animal s'immobiliserait quand son attitude déclenche une stimulation (interne) significative. On conçoit, dès lors, la possibilité — théorique — d'une immobilisation en posture inversée, la stimulation étant la même que dans le cas normal.

On notera que la *posture de ponte* est généralement précédée par plusieurs, voire de nombreux *Ess Po.* Ce phénomène est très accentué chez les Guêpes peu fécondes ou en voie d'épuisement, donc à ovaires peu actifs. La stimulation, condition nécessaire, serait insuffisante par elle-même à déclencher le passage à l'activité suivante. *Fondamentalement, le passage d'une activité à l'autre serait d'origine interne.*

Quoi qu'il en soit, les facteurs qui déclenchent la *posture de ponte* ne sont plus nécessaires à son maintien. La *posture de ponte* persiste d'elle-même si on dérange la Guêpe.

2° *L'acte de ponte.*

L'*acte de ponte* s'inscrit dans un cycle d'activités étroitement coordonnées; il est commandé par l'étape *posture de ponte* qui le précède immédiatement. La coordination met en jeu une action inhibitrice que nous allons étudier.

*1° **Mise en évidence de l'inhibition.*** — Chez la femelle intacte la *posture de ponte* conditionne l'émission de l'œuf. Il en résulte, notamment, que celui-ci est déposé dans un alvéole. La section de la chaîne ventrale supprime cette liaison entre *posture de ponte* et *acte de ponte.* On a vu que les automatismes qui règlent le passage de l'œuf dans les voies génitales subsistent, mais ils s'expriment indépendamment des *Ess Po.*

L'interruption de la chaîne ventrale, effectuée entre l'avant-dernier et le dernier ganglion abdominal, démontre que celui-ci, de façon autonome, peut assurer de tels automatismes. Chez la Guêpe intacte les dissections montrent que l'œuf mûr est retenu à la base du pédicelle

Normalement, une inhibition s'exerce donc à ce niveau; elle ne peut être levée qu'en présence de la stimulation appropriée, notamment si l'animal est en *posture de ponte.*

On soulignera, en outre, que la Guêpe ne pond pratiquement que des œufs normaux (non dégénérés); l'émission est donc conditionnée par la qualité de l'œuf.

Ce schéma fonctionnel explique que la Guêpe puisse pondre davantage après isolement du ganglion génital.

2° ***Levée d'inhibition.*** — L'inhibition ne disparaît qu'à la suite de l'immobilisation en *posture de ponte;* celle-ci permettrait l'envoi d'un message ascendant qui provoque une levée d'inhibition par les centres nerveux supérieurs.

En tout cas, ce passage n'est pas lié à une stimulation externe intéressant l'abdomen puisque l'animal peut pondre à travers un alvéole réduit à une couronne, ou même en posture « inversée ». Nous supposerions plus volontiers qu'il est déclenché par une sensation interne d'origine posturale.

La *posture de ponte* peut se prolonger longuement (cas extrême observé : trois quarts d'heure), voire prendre fin sans qu'aucun œuf ne soit émis *(ponte « négative »)*. Elle conditionnerait, mais ne déclencherait pas fatalement, l'activité suivante *(acte de ponte)*. La succession serait, fondamentalement, d'origine interne.

3° ***Coordination des mouvements assurant le cheminement et l'émission de l'œuf.*** — La section de la chaîne ventrale en avant du ganglion génital n'empêche pas la ponte; celle-ci peut persister plus d'un mois après (♀ 343). La progression de l'œuf ne semble pas contrariée. Le ganglion génital est donc capable d'assurer le cheminement de l'œuf de façon autonome.

Tôt ou tard, cependant, la ponte est affectée par l'opération. Certaines Guêpes s'arrêtent de pondre aussitôt. Dans la plupart des cas, la ponte a cessé au bout de quelques jours.

Un certain nombre d'œufs sont pondus en mauvais état, plus ou moins laminés, voire réduits à leurs enveloppes. La proportion des œufs ainsi endommagés durant leur trajet dans les voies génitales, nulle chez une Guêpe intacte, semble augmenter progressivement.

En quelques cas, on a pu constater que le laminage, chez une Guêpe à chaîne ventrale sectionnée, est lié à une mauvaise coordination des mouvements responsables de son dépôt : un œuf en bon état apparaît à la partie postérieure de l'abdomen puis y rentre à nouveau, ressort, etc. Peu après, il est expulsé, fortement endommagé.

Enfin, on rappelle que l'effet sur la ponte est d'autant plus sévère que la chaîne a été coupée à un niveau plus antérieur.

Les centres nerveux supérieurs ne peuvent évidemment plus commander les muscles dont l'innervation est postérieure au niveau de la

section; en particulier, si celle-ci est assez antérieure, l'abdomen ne peut plus être manœuvré à volonté, etc.

Divers muscles abdominaux contribueraient donc à l'émission de l'œuf (1). Si le *cheminement* est déterminé par le ganglion génital, le dépôt serait assuré, au moins en partie, par des mouvements musculaires coordonnés par les centres supérieurs. On conçoit dès lors que l'opération puisse laisser des séquelles : la ponte est anormale, aussi bien dans sa forme que dans son intensité. En l'absence de cette coordination, la ponte reste précaire.

D. — L'IPAω

Aussitôt après l'oviposition, les antennes reprennent leur agitation habituelle, puis l'animal sort de la cellule. L'acte suivant, immédiat ou différé, consiste à venir palper l'œuf qui vient d'être déposé.

La ponte s'accompagne donc d'une information, transmise par le ganglion génital et gagnant les centres nerveux supérieurs. Ceux-ci, en réponse, provoquent la fin de la posture de ponte, la sortie de l'alvéole et le passage à l'activité *Ipaω*. En outre, on l'a vu, un message provoque une inhibition des *Ess Po (période réfractaire)*.

On conçoit qu'une section de la chaîne ventrale supprime immédiatement et définitivement le segment *Ipaω*.

Remarque. — En certains cas — assez rares au demeurant —, l'oviposition ne met pas fin à la ponte; l'animal donne *aussitôt* un second œuf *sans quitter sa posture*. On décèle ces pontes anormales au fait que les œufs sont accolés dans l'alvéole. Il s'agit probablement d'une déficience congénitale de l'organisme; on ne la rencontre que chez certaines femelles.

III. — SYNTHÈSE.
DÉROULEMENT DE LA *PHASE DE PONTE*

La figure 7 schématise le déroulement et le mécanisme des divers événements compris entre l'*Ess Po* et l'*Ipaω*. Ce schéma *fonctionnel* relie conventionnellement chaque activité à un centre distinct.

La *phase de ponte* est en étroite corrélation avec l'activité de l'ovaire. Plusieurs mécanismes, humoraux et nerveux, contribuent à la coordination entre phénomènes physiologiques et éthologiques.

Une action humorale commande vraisemblablement la *motivation de*

(1) Chez une Guêpe à chaîne nerveuse sectionnée, les œufs sortent surtout quand l'animal est en mouvement. Les contractions abdominales diverses, qui ont lieu alors, participeraient à l'émission.

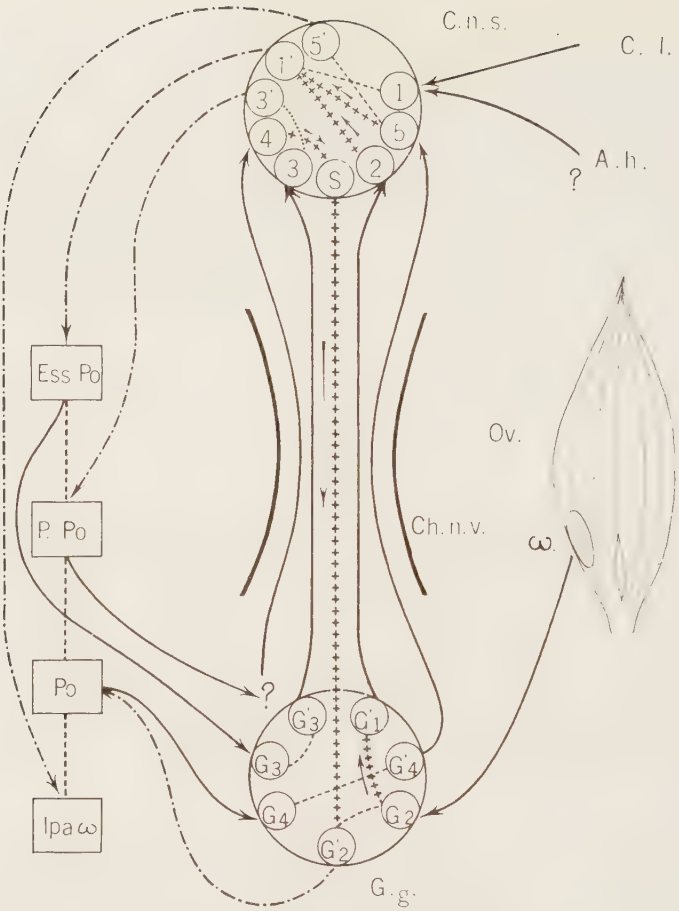


FIG. 7. — *Déroulement schématique des diverses activités au cours d'une phase de ponte.*

LÉGENDE :

————	: Influx centripète : information.	
-·-·-·-·-	: Déclenchement	Influx centrifuges.
+++++	: Inhibition	
----------	: Transmission de Récepteur à l'Effecteur.	
⌊——⌋	: Activité élémentaire.	
O	: Centre.	
C. n. s.	: Centres nerveux supérieurs.	
C. l.	: Cellule libre.	
A. h.	: Agent humoral.	
Ch. n. v.	: Chaîne nerveuse ventrale.	
Ov.	: Ovaire.	
ω	: Œuf.	
G. g.	: Ganglion génital.	
Ess. Po	: Essai de ponte.	
P. Po	: Posture de ponte.	
Po.	: Ponte.	
*Ipa*ω	: Inspection par palpations antennaires de l'œuf.	

Ce schéma — purement fonctionnel — rapporte arbitrairement chaque activité à un centre déterminé; on a dissocié la partie qui reçoit l'information (centre récepteur) de celle qui envoie un influx déclenchant un segment de comportement (centre émetteur).

Les « centres nerveux supérieurs » correspondent très vraisemblablement au cerveau.

ponte. En présence d'une stimulation significative, celle-ci s'exprime par la mise en mouvement de la Guêpe, l'activité d'*Ipl* puis les *Ess Po*; ceux-ci ont été rapportés aux centres *1* (récepteur) et *1'* (effecteur). Le fonctionnement de *1'* peut être inhibé par le centre *2*, à la suite d'un message ascendant sans doute lié à l'activité du ganglion génital (centre G'_1).

Une action par voie nerveuse est significativement liée à la présence immédiate de l'œuf mûr. Celui-ci exercerait une stimulation (interne) reçue par le ganglion génital (centre G_2). La stimulation a deux effets :

a) Elle déclenche (centre G'_2) la série complexe des contractions musculaires qui assurent le cheminement de l'œuf. Cette réponse est normalement inhibée par le cerveau (centre *S* agissant sur G'_2). L'inhibition n'est levée qu'en certaines occasions.

b) Elle est à l'origine d'un message qui provoque la levée de l'inhibition des *Ess Po* par le centre *2* (inhibition liée à l'activité du centre G'_1). Arbitrairement, pour des raisons de simplicité, nous représentons cette action comme une inhibition du centre G'_1 par G_2.

Les *Ess Po* se répètent jusqu'à ce qu'un centre nerveux supérieur (centre *3'*) déclenche l'immobilisation en *posture de ponte*. La mise en route de ce centre est conditionnée par un message venu du ganglion génital (centre G'_2) en empruntant la chaîne ventrale. L'émission de ce message est déclenchée par une sensation liée à l'*Ess Po*.

Après l'immobilisation en *posture de ponte*, un nouveau message, de nature inconnue, parvient au centre supérieur *4* qui lève l'inhibition du centre G'_2 par le centre *S*.

On a représenté ce phénomène par une inhibition de *S*. Dès que les centres supérieurs relâchent leur emprise, G'_2 déclenche l'acheminement de l'œuf.

L'oviposition, perçue au centre *G4* par mode intéroceptif, est à l'origine d'un message ascendant, parti du centre G'_4, qui, par la chaîne ventrale, gagne le centre nerveux supérieur *5;* son effet est double :

a) Il déclenche le segment de comportement *Ipa*ω (centre moteur *5'*).

b) Il provoque une inhibition du centre *1'* : l'animal cesse ses *Ess Po* même si ses ovaires contiennent encore des œufs *(période réfractaire)*. Le délai variable nécessaire à la levée de cette inhibition serait à l'origine du *cycle journalier de ponte* (Gervet, 1957).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'apparition et le déroulement normal d'une *phase de ponte* dépendent de plusieurs facteurs externes (stimulations significatives) et internes (nerveux et humoraux). *Un animal sous motivation de ponte passe par une série d'états réactionnels spécifiques qui le rendent réceptif tour à tour aux diverses stimulations significatives en jeu.*

Notre analyse nous conduit à nous représenter comme suit le mécanisme du *comportement de ponte :*

— Fondamentalement, la *phase de ponte* est due à une « mise en charge » d'origine endocrine. Parallèlement à la maturation de l'ovaire, un agent humoral place l'animal dans un état physiologique — graduable — responsable de la *motivation de ponte.*

Les manifestations de cette motivation sont d'ordinaire inhibées par les centres nerveux supérieurs, en réponse à une information centripète venue du ganglion génital.

De temps à autre l'inhibition est levée, l'animal entre alors en *phase de ponte.*

— Une phase complète est formée d'une série d'activités élémentaires, ordonnées suivant un programme éthologiquement défini, qui aboutissent normalement à l'émission de l'œuf.

Son déroulement est étroitement conditionné à *chaque instant* par deux séries de facteurs :

— Une stimulation significative, dont la perception à point nommé déclenche la réaction. On comprend dès lors l'effet d'une lésion des organes sensoriels responsables.

— Un état interne adéquat. L'animal en phase de ponte passe par une série d'états réactionnels E_1, E_2, ..., caractérisés chacun par la stimulation significative S à laquelle il est sensibilisé, et la réponse spécifique R que cette stimulation déclenche.

A chaque instant on peut écrire :

$$E + S \longrightarrow R$$

L'exécution d'un acte R_1 conditionne le passage de l'état réactionnel E_1 au suivant E_2; mais elle ne suffit pas à le déterminer.

En face de la stimulation S_1, l'animal répète, parfois longuement *(activités superfétatoires),* la même réaction suivant le schéma :

$$E_1 + S_1, S_1, S_1 \ldots \longrightarrow R_1, R_1, R_1 \ldots$$

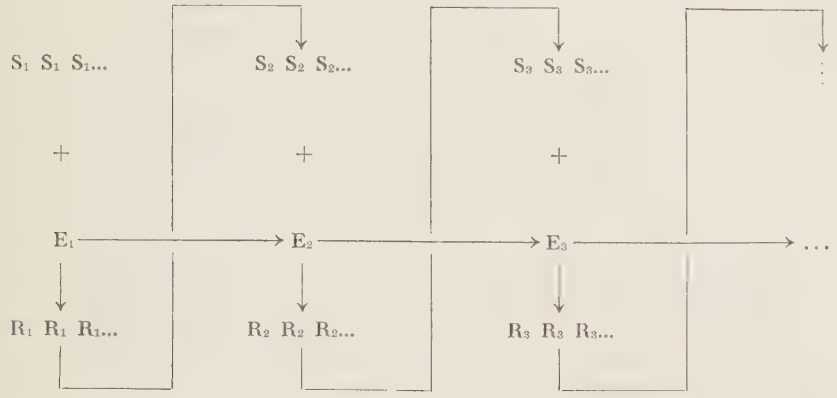
jusqu'à ce que, subitement, le passage à l'état suivant le sensibilise à la stimulation S_2.

Nous ignorons le déterminisme du passage (maturation ? sommation ? phénomène fortuit ?) que l'on ne peut clairement rattacher à aucun événement extérieur.

On soulignera à ce propos que, plus l'animal est fortement motivé, moins on observe d'activités superfétatoires dans le déroulement des actes : le passage d'un état à l'autre se fait rapidement et sans *comportement oscillant.*

— D'ordinaire, c'est l'exécution de l'acte R_1 qui permet la rencontre,

et la perception éventuelle, de la stimulation S_2 correspondant à l'acte suivant R_2. La succession des actes doit donc, en fait, être représentée selon le schéma suivant :



— La réalisation complète d'une phase de ponte exige la présence d'une « quantité de motivation » minimale. Dans le cas contraire (Guêpes peu fécondes ou en voie d'épuisement), les premières réactions apparaissent seules.

A titre d'image, le passage d'un état réactionnel à l'autre se traduirait par une « dépense de motivation ». Nous ignorons, en fait, quels phénomènes physiologiques interviennent alors.

— Le déroulement de la *phase de ponte* met en jeu deux séries de centres :

— des centres nerveux situés dans le ganglion génital;

— des centres nerveux supérieurs.

— Le ganglion génital exerce, de façon autonome, son activité propre; celle-ci concerne essentiellement l'acheminement de l'œuf. Son fonctionnement est contrôlé par l'influence inhibitrice du cerveau qui ne se relâche qu'à un stade précis de la phase de ponte.

— Les centres nerveux supérieurs (très probablement le cerveau), en réponse à diverses informations, commandent les réactions qui caractérisent la *phase de ponte*.

— On sait (Gervet, 1962) qu'un *effet de groupe* affecte la ponte des Guêpes; il est ambivalent, susceptible d'accroître ou d'abaisser la fécondité. L'effet intéresse la phase de ponte en totalité et non une activité élémentaire déterminée. La nature profonde de la modification serait une caractéristique générale des phénomènes relevant de l'*effet de groupe*.

CHAPITRE IV

LA MONOGYNIE FONCTIONNELLE. DONNÉES PRÉLIMINAIRES

Chez *Polistes gallicus* L. on rencontre trois formes de sociétés :

1° La société polygyne, constituée par plusieurs fondatrices, associées à une période plus ou moins précoce. Elle peut, ultérieurement, comprendre des ouvrières.

2° La société monogyne, constituée par la fondatrice et ses ouvrières.

3° La société orpheline ne contenant plus aucune fondatrice. Les seuls individus actifs sont les ouvrières.

Toutes ces sociétés, en outre, comprennent, à un stade tardif, des fondatrices-filles et des mâles.

Nous nous proposons d'étudier maintenant les phénomènes qui affectent la ponte des diverses femelles dans la société polygyne. Le problème fondamental est le suivant : existe-t-il une *régulation sociale* de la ponte ?

I. — OBSERVATIONS

A. — EN DIGYNIE

On peut ramener l'ensemble de nos observations aux cas suivants :

1° Cas fréquents (*cf.* tableau XVI).

a) La ponte de la plus féconde des deux Guêpes varie peu initialement : son évolution est normale (*cf.* chap. I). La valeur de cette ponte peut être très voisine de celle que l'on observe chez certains sujets sans compagne.

b) La ponte de l'autre sujet, par contre, subit une évolution plus variable.

TABLEAU XVI. — EVOLUTION DE LA PONTE EN DIGYNIE. CAS FRÉQUENTS

Soc	♀	*CPo*							
11 b_1-55	*Rtda*$_5$	1,8	2,6	2,6	2,4	1,6	2,6	3,6	4
	Rtg	3,2	1,6	1,6	1,2	0,4	0,4	1,8	1,8
10 a_1-55	*Rtga*$_3$	2	3	2,4	2,2	2,6	2,4	2	
	Rtga$_2$	0	0	0	0	0	0	0	
4 b_2-55	*Rtg*	1,6	1,4	1	1,4	1,8	1,8	2	
	Rtaa$_4$	0,4	0,2	0,4	0,6	0,2	0,2	1,2	
12 a_1-A 55	*Rtga*$_6$	2,4	3	1,6	1	1,3			
	Rtga$_5$	1,8	1,4	1,4	0,6	0,3			

LÉGENDE :

Soc : Matricule de la société considérée. — ♀ : Matricule de la femelle. — *CPo* : Cadence moyenne de ponte, pour des périodes consécutives de 5 jours.

La ponte de l'une des deux Guêpes reste importante; au contraire, celle de sa compagne devient faible et irrégulière.

N. B. — Les cellules libres sont toujours abondantes; l'évolution du couvain est normale.

Dans le cas général, elle décroît bientôt et se caractérise par sa faiblesse et son irrégularité. Nous considérons ce cas comme le cas type.

Assez souvent, elle cesse complètement.

Exceptionnellement elle se maintient. On peut même noter ultérieurement une augmentation, corrélative ou non d'un fléchissement chez la compagne.

2° Cas moins fréquents.

a) On peut observer, à un moment variable, une inversion relative des fécondités; la ponte du sujet jusque-là le plus fécond fléchit et devient plus faible que celle de sa compagne (tableau XVII).

b) A titre exceptionnel, les deux Guêpes peuvent conserver quelque temps une ponte bien développée. Cette situation est toujours instable.

Tableau XVII. — Evolution de la ponte en digynie. Cas peu fréquents

Soc	♀	CPo									
1-A-49	*al*	1,6	1,8	2,2	1,8	2	2,2	2,8	4	0,6	0
	a_2	1,2	0,4	0,6	1	0	0	1,2	2,2	4,2	5,2
9-A-56	*12*	2,6	1,6	0,4	0,5						
	11	2	2	1,6	1,5						

Légende : *cf.* tableau XVI.

N. B. — Nid 1 A-49. D'après les données de Deleurance (1950).

Le tableau montre une inversion relative des fécondités, après quelque temps de cohabitation.

B. — EN PLIOGYNIE

On voit d'ordinaire une Guêpe se différencier, à la longue, par sa plus forte fécondité : c'est la *pondeuse principale*. Les autres femelles sont alors les *auxiliaires*. Cette différenciation peut être rapide ou très lente (apparaissant après une ou plusieurs semaines de cohabitation).

Parfois un seul sujet continue à pondre; la monogynie fonctionnelle est alors *absolue*; elle est dite *relative* dans le cas contraire.

Enfin, en quelques cas, d'ailleurs peu fréquents, plusieurs Guêpes conservent des pontes apparemment inaltérées durant une période prolongée (plus d'un mois, *cf.* tableau XVIII).

Tableau XVIII. — Evolution des pontes dans la société trigyne 7-48 (27-IV au 29-V-1948).

♀	Po					T
Val	2	3	2,8	2	2,6	62
Vta	2,8	3	2,6	1,6	3	65
Vtg	0,8	1,2	0,6	1	0,6	21

D'après les données de Deleurance (1952).

Deux membres de cette société trigyne ont conservé des pontes équivalentes durant un mois.

En résumé, dans une société polygyne, les pontes des fondatrices subissent des évolutions divergentes. En digynie, il est exceptionnel que les sujets restent équivalents. La différenciation est moins tranchée

en pliogynie : il est plus fréquent que les pontes des divers sujets restent voisines et persistantes; en général, pourtant, une femelle émerge du lot et prend une part prépondérante dans la ponte.

Cette « spécialisation » de fait coïncide avec d'autres formes de différenciation, concernant notamment l'oophagie différentielle et l'attitude prise lors des contacts sociaux (*cf.* chap. V) : le sujet qui conserve sa ponte propre (1) possède une oophagie différentielle bien développée et occupe le rang α dans la société. Ces trois particularités représentent normalement trois attributs corrélatifs du même sujet : la *pondeuse principale*. Cette triple différenciation définit la *monogynie fonctionnelle*; la société comporte alors une pondeuse principale — mère unique de la descendance — et une ou plusieurs auxiliaires dont, notamment, la ponte se caractérise par sa faiblesse et son irrégularité. La situation évoque celle d'une Reine entourée de ses ouvrières.

II. — DISCUSSION

LA MONOGYNIE FONCTIONNELLE, JUXTAPOSITION DE SUJETS INÉGALEMENT FÉCONDS OU RÉGULATION SOCIALE DE LA PONTE ?

Les différences entre les cadences de ponte résultent-elles d'une *régulation sociale* ou n'expriment-elles rien de plus que les fécondités intrinsèques des animaux ? Avant toute étude, cette question préliminaire doit être réglée (2).

En effet, la distribution des fécondités dans une population (Gervet, 1957 *a*) se caractérise par sa forte dispersion et sa dissymétrie; dans nos élevages, les Guêpes très fertiles sont rares. Il y a peu de chances d'observer deux sujets identiques dans une même société. La probabilité en est d'autant plus faible que l'association durable exige un minimum de comportements complémentaires entre compagnes : les comportements doivent être *compatibles* (*cf.* chap. V); en outre, les sociétés formées exclusivement de fondatrices peu fécondes ou à équipement éthologique incomplet se dissolvent rapidement.

Enfin, l'évolution de la ponte est souvent *imprévisible* (3). Malgré une forte cadence journalière initiale, celle-ci peut cesser brusquement et définitivement.

(1) La ponte de ce sujet évoluant selon ses caractéristiques intrinsèques, elle peut cesser subitement par épuisement physiologique; la *pondeuse principale*, dès lors, n'est plus la plus forte pondeuse.

(2) Cette nécessité, soulignée par Deleurance (1957), n'a pas été vue par tous les auteurs.

(3) Les pontes de certaines Guêpes peuvent même présenter des « éclipses » apparemment sans rapport avec les facteurs externes connus.

On doit donc rechercher si tous les cas observés — et leurs fréquences — ne peuvent pas s'expliquer par le seul jeu des variations individuelles. Leur diversité indiquerait alors la multiplicité des combinaisons possibles de sujets. Notamment, on pourrait ainsi interpréter les observations suivantes :

— La fréquence et la rigueur de la monogynie fonctionnelle diminuent quand augmente le degré le polygynie.

— Les cas de parfaite inversion de fonctions entre pondeuse principale et auxiliaires sont tout à fait accidentels; l'expérience prouve que la fécondité propre de l'auxiliaire reste généralement inférieure à celle de la pondeuse principale.

— Quand deux Guêpes ont exactement la même fécondité, la polygynie vraie peut persister (nid *7-48*, tableau XVIII).

En fait, l'observation montre que la juxtaposition de destinées indépendantes ne saurait statistiquement rendre compte de la fréquence de la monogynie fonctionnelle en digynie; ainsi, nous n'avons jamais vu, dans ce cas, des femelles associées, conserver durablement des pontes identiques. De plus, le nombre des cas où la ponte de l'auxiliaire fléchit fortement, aussitôt après l'association, est significatif.

D'autre part, dès l'instant où l'on prend en considération les variations individuelles (par exemple en utilisant des Guêpes sélectionnées), on constate que, dans la plupart des cas, les pontes des membres associés n'évoluent pas d'une manière rigoureusement indépendante. D'ailleurs, des expériences antérieures (Gervet, 1956) ont montré que, par voie indirecte (action des cellules libres), la fécondité d'une Guêpe peut retentir sur celle de sa compagne.

Il s'ensuit que la monogynie fonctionnelle ne saurait se réduire à une simple juxtaposition de sujets inégalement féconds. Elle fait intervenir deux phénomènes de natures différentes.

a) Une association — sélective — de sujets, dont les comportements doivent être complémentaires; des différences intrinsèques s'expriment au sein de la société.

b) Une régulation sociale, qui amène la différenciation d'une pondeuse principale unique; c'est la *régulation monogynique*.

C'est le mécanisme de cette régulation que nous allons maintenant étudier. Parmi les facteurs susceptibles d'y participer, on distinguera deux catégories.

Facteurs indirects. — La Guêpe influence la compagne par divers processus intermédiaires, physiologiques ou éthologiques, en général par modification du milieu extérieur.

Facteur direct. — La Guêpe réagit spécifiquement à la présence de la compagne par une réponse appropriée.

Pour des raisons méthodologiques, nous étudierons tout d'abord les facteurs indirects, plus faciles à mettre en évidence. Après avoir dégagé ceux qui nous paraissent jouer un rôle appréciable, nous chercherons à

neutraliser leurs effets, pour déceler avec netteté l'action spécifique du facteur direct.

Auparavant, on devra examiner le comportement des divers membres du guêpier polygyne, et, notamment, les relations interindividuelles. Leurs modalités révèlent en effet une différenciation sociale antérieure à la régulation monogynique. De la sorte, les facteurs agissent sur des animaux qui ne sont déjà plus identiques. Ce point — on le verra — est fondamental pour l'explication de la régulation monogynique.

III. — REVUE GÉNÉRALE DU PROBLÈME

Plusieurs auteurs ont cherché à expliquer la stérilité de certains membres du guêpier (ouvrières ou fondatrices non pondeuses); nous résumons ci-dessous les principales théories proposées.

Marchal (1897), étudiant la stérilité des ouvrières de *Vespa s. l.*, attribue une influence déterminante à la fonction de *nourrice* exercée par l'animal. Selon cet auteur, l'alimentation des larves provoque la régression des ovaires chez la Guêpe qui assure cette fonction. Ce phénomène constitue la *castration nutriciale.*

Pardi (1942 et *seq.*) propose une théorie basée, en dernière analyse, sur une dominance sociale « en tout point semblable à celle qu'Allee a décrite chez les Vertébrés ». La dominance est — indirectement — à l'origine de la monogynie fonctionnelle. Le degré de développement des ovaires reflète fidèlement la place du sujet dans l'échelle de dominance (Pardi et Cavalcanti, 1951).

Dans le détail du mécanisme, plusieurs facteurs entreraient en jeu :

— Tout d'abord la présence de l'individu α. La dominance exercée par cette Guêpe inhibe le fonctionnement de l'ovaire chez les subordonnées : « *la presenza delle D abbia diramente un peso nel determinare nel mantenere la riduzione ovarica delle subordinate* » (Pardi, 1952).

— Ensuite, et surtout, des facteurs physiologiques liés aux effets de la dominance :

> La femelle α reste au nid, se spécialise dans la ponte et, par des scènes de dominance répétées, provoque la sortie des auxiliaires qui assurent le travail à l'extérieur : récolte de proies, de carton, etc.
>
> Cette division du travail contribue à la stérilisation des auxiliaires par deux processus :
>
> — une castration due au travail,
>
> — une soustraction de la subordonnée aux stimuli excitateurs provenant du nid et du couvain.

En outre, la trophallaxie favorise surtout les femelles les plus élevées dans la hiérarchie sociale. Cet « avantage trophique » stimule l'activité ovarienne de la dominante. Inversement, le désavantage de l'auxiliaire contribue à la régression de ses ovaires. Ce facteur, selon PARDI, constitue l'agent décisif de la monogynie fonctionnelle.

DELEURANCE (1946), observant la ponte d'ouvrières de *Polistes bimaculatus* FOUR. aussitôt après disparition de la Reine, envisage l'hypothèse d'une inhibition de la ponte chez les ouvrières par voie sensorielle périphérique, éventuellement par un phénomène de dominance sociale.

Par la suite, des observations discordantes et son expérimentation l'amenèrent à se réinterroger sur la valeur de cette hypothèse. Deux expériences significatives (1950), notamment, lui prouvèrent que la ponte de l'auxiliaire, en présence de la pondeuse principale, est possible lorsque l'auxiliaire dispose de cellules libres. Il a reconnu que des facteurs indirects, tels que :

— la présence de cellules libres,
— la stimulation spécifique exercée par l'œuf de la Guêpe,
— l'oophagie différentielle,

jouaient un rôle important dans la différenciation monogynique.

Ceci pouvait faire douter de l'intervention d'une inhibition par effet de groupe (*cf.* GERVET, 1956). C'est à ce stade qu'il m'a proposé l'étude approfondie de la monogynie fonctionnelle.

CHAPITRE V

ÉTUDE DES RELATIONS SOCIALES DANS LA SOCIÉTÉ POLYGYNE

Peu d'auteurs se sont attachés à étudier de façon systématique les relations sociales entre membres d'un même guêpier (fondatrices ou ouvrières). Marchal (1896) note que plusieurs fondatrices de *Polistes gallicus* L. peuvent collaborer à la construction d'un nid. Ferton (1901) constate que, dans un guêpier polygyne de *Polistes*, le retour au nid d'une femelle ne donne lieu qu'à des « protestations amicales » de la part de ses compagnes; en certains cas, par contre, Janet (1903) décrit de violents combats entre ouvrières d'un même nid orphelin de *Vespa crabo* L. Roubaud (1916), sans détailler ses observations, remarque une tolérance parfaite dans les sociétés polygynes de *Belonogaster* ou de *Polistes* tropicaux. Rau (1930, 1931 *a* et *b*) observe surtout l'existence de trophallaxie, mais aussi un haut degré de tolérance dans les cas de *pléométrose* (= polygynie) qu'il interprète comme dus à la cohabitation de sœurs retournées à leur lieu de naissance. Rabaud (1929, 1937) constate que l'introduction de Frelons (ouvrières ou fondatrices filles en diapause ?) sur un Guêpier habité par une seule femelle ne donne lieu à aucun conflit. Les animaux lui semblent presque indifférents et les relations sociales *(s. l.)* se réduiraient à peu près à l'interattraction et à la trophallaxie (qui prend l'allure d'un « vol »).

Ces divers auteurs n'ont abordé qu'accidentellement l'analyse des relations sociales; ils se sont bornés, le plus souvent, à noter l'existence de la trophallaxie et le degré variable de la tolérance sociale. Aucun n'a tenté une interprétation globale des phénomènes observés.

Pardi (1942 et seq.) est le premier auteur qui ait fait des rapports sociaux dans le guêpier l'objet principal de son étude. Il conclut à l'existence d'une dominance sociale « del tutto pointe simile a quella gia descritta nei Vertebrati ». Selon lui, tous les membres d'une société s'ordonnent suivant une échelle de dominance; on observe des comportements définis, qui sont les homologues des attitudes « dominante » et « subordonnée », tout d'abord décrites chez la Poule domestique (*Gallus domesticus* L.) par Schjelderup-Ebbe. Plusieurs indices accessoires permettent, selon lui, de déceler approximativement le rang d'un individu : le degré de développement de l'ovaire, la fréquence des contacts sociaux, la nature du travail effectué (1) constituent de bons indices de la place d'un animal dans la hiérarchie sociale.

Deleurance (1952) a élevé de vives critiques contre l'interprétation de Pardi, lui reprochant en particulier son esprit de système et l'insuffisance de son expérimentation. Il accepterait de classer, avec Pardi, le type de relations sociales observé chez *Polistes* parmi les phénomènes de dominance, mais il refuse son interprétation. Il lui reproche de n'avoir pas distingué entre quête et acte de dominance; il trouve inconstants les caractères pris comme indices accessoires et considère leurs conséquences sur la vie sociale comme insuffisamment démontrées.

(1) La Guêpe dominante se réservant les travaux qui n'exigent pas l'absence du nid.

I. — DESCRIPTION DES CONTACTS SOCIAUX. NOTION DE DOMINANCE

A. — COMPORTEMENT MANIFESTÉ LORS DES CONTACTS SOCIAUX

Quand deux Guêpes se rencontrent (1), leurs réactions se ramènent aux types suivants :

1° L'Insecte ne manifeste aucune réaction visible; on dit qu'il *ignore* son partenaire (réaction d'*indifférence* selon Pardi).

2° L'Insecte réagit par un brusque crochet et se détourne de son partenaire; on dira qu'il l'*évite*.

3° L'Insecte, à la suite ou non d'un contact, s'immobilise dans une position caractéristique, les antennes baissées, la tête réclinée, le corps immobile et parfois plaqué au substrat. Nous dirons qu'il se livre à des manifestations (= manœuvres) de type *passif*. Ces démonstrations ont été décrites par Pardi sous le nom de *position* (ou *attitude*) d'*acinèse*.

4° L'Insecte accélère l'allure et ouvre activement des rapports avec l'autre sujet :

a) Il s'immobilise et régurgite une gouttelette, qu'il présente parfois avec insistance en faisant vibrer son abdomen; nous dirons qu'il « *offre* ».

b) La tête dressée, l'abdomen souvent animé de vibrations (2), il tapote vivement l'autre sujet de ses antennes. Nous dirons qu'il se livre à des manifestations de type *actif*. Pardi parle d'*attitude active* ou *cinétique*.

Initialement, les tapotements peuvent s'adresser à n'importe quelle partie du corps, au hasard de la rencontre. Si les contacts se développent, ils finissent cependant par s'exercer sur la partie antérieure (tête ou prothorax) du vis-à-vis. De la sorte, sauf fuite de l'un d'eux, les animaux se retrouvent face à face.

Régulièrement les manœuvres de type actif chez une Guêpe sont combinées avec des manœuvres de type passif effectuées par la Guêpe partenaire.

(1) On n'étudie que les relations *générales*, c'est-à-dire non en rapport avec une activité déterminée.

(2) Ses mouvements rappellent ceux de l'abdomen d'Abeille durant la danse frétillante.

B. — NOTION D'INTOLÉRANCE

Les manifestations de type actif sont d'interprétation difficile et leur signification, d'ailleurs, n'apparaît pas constante.

Une ouverture de type actif peut avoir deux objets. Elle peut prendre fin à la suite d'un échange de nature précise; il s'agit alors d'une *quête*. Elle peut aussi ne cesser qu'en face d'une manifestation de type passif — réponse spécifique qui met fin à la rencontre : nous dirons alors qu'il s'agit d'une manœuvre d'*intolérance*.

En l'absence de la réponse spécifique, l'intolérance, comme la quête, peut tourner à l'*hostilité*; les réactions extrêmement violentes, parfois accompagnées de tentatives de poignardage, ne laissent place à aucune ambiguïté.

Ainsi, quel qu'en soit le motif, tous les rapports sociaux comportent les mêmes réactions stéréotypées qui constituent le *rituel de contact*.

C. — LA HIÉRARCHIE SOCIALE D'INTOLÉRANCE

L'étude du rituel de contact révèle l'existence d'une hiérarchie entre les individus. Pour plus de clarté, on examinera séparément les cas de sociétés digynes et pliogynes.

1° Hiérarchie sociale en digynie.

Deux femelles ne peuvent durablement cohabiter sur un même territoire que si l'une d'elles (toujours la même) exécute les manœuvres de type passif lors des rencontres (1), faute de quoi le développement de l'hostilité amène la mort ou l'éloignement durable de l'un des sujets.

Cette différenciation s'accompagne d'une modification dans la liberté de quête : seul le sujet qui est actif lors des contacts, peut quêter librement sans déclencher l'hostilité de sa compagne.

On peut donc définir une hiérarchie sociale d'intolérance. En digynie nous appellerons individu α le sujet qui :

— dans les rencontres de caractère hostile, a le dessus;

— dans la quête, n'est pas limité par le comportement de son partenaire;

— dans le rituel de contact, joue le rôle *actif*.

(1) Cette condition nécessaire n'est pas suffisante (*cf. infra*).

L'autre sujet sera appelé individu β; la hiérarchie est schématisée de la façon suivante :

$$\alpha > \beta$$

Ces sujets correspondent aux individus α et β décrits par Pardi; leurs caractères, toutefois, ne sont pas absolument identiques (Gervet, 1956; Deleurance, 1957).

2° *Hiérarchie sociale en pliogynie.*

Quand la société comporte un nombre de sujets supérieur à deux, on discerne toujours une hiérarchie sociale basée sur les mêmes critères.

— Chaque Guêpe est ordonnée hiérarchiquement par rapport à chacune de ses compagnes.

— Si l'on observe un nombre suffisant de rencontres différentes $\left(\text{théoriquement } C_2^n = \frac{n(n-1)}{2}\right)$ on constate, en général, que les relations entre individus s'inscrivent en une hiérarchie linéaire étendue à l'ensemble de la société.

On représente cette hiérarchie de la façon suivante :

$$\alpha > \beta > \gamma > \delta > \ldots$$

Chaque lettre grecque désignant le *rang* de l'animal.

En pratique, on distinguera trois *positions sociales* : α, λ, et ω, correspondant respectivement au sujet qui est intolérant envers toutes ses compagnes, à celui dont l'intolérance ne s'adresse qu'à certaines d'entre elles, mais qui est passif devant les autres *(position intermédiaire)*, et enfin à celui qui n'exerce aucune intolérance (c'est-à-dire le dernier dans la hiérarchie sociale). L'individu ω a donc le rang γ en trigynie, le rang β en digynie, etc.

Toutefois, en certains cas rares, voire exceptionnels, il existe une hiérarchie de mode circulaire (1).

On note par exemple les rapports suivants :

$$229 > 238 > 232 > 230 > 228.$$

Une telle organisation sociale semble aussi stable qu'une hiérarchie linéaire.

La fréquence des ouvertures varie beaucoup d'un sujet à l'autre; elle ne reflète pas forcément le rang de l'animal, surtout en présence de compagnes nombreuses; un sujet de rang intermédiaire peut ouvrir des contacts bien plus souvent que le sujet α (2).

(1) Dans la nature, Pardi n'a jamais observé de hiérarchie circulaire en polygynie. Les seuls cas qu'il cite concernent les relations entre ouvrières.

(2) Nos observations sont ici en contradiction avec celles de Pardi (1950) pour qui « le rang α et la première place dans l'échelle des indices de dominance (nombre de fois où la femelle fut vue en train de dominer dans une série d'observations) sont dévolus à une même femelle ».

Selon Pardi (1946), cette différence est liée au rang des animaux, une Guêpe s'adresse de préférence à celle de ses compagnes qui occupe le rang immédiatement inférieur. Ce cas nous semble en effet constituer la règle, mais il y a de flagrantes exceptions.

Souvent, quand la société comporte un grand nombre de fondatrices (6 à 15), chaque sujet (1) n'aborde en fait qu'un petit nombre d'individus, toujours les mêmes. Cette ségrégation en *clans* n'entame cependant pas le caractère linéaire de la hiérarchie.

En résumé, dans une société polygyne, les relations entre individus s'inscrivent dans une hiérarchie généralement de type linéaire, étendue à l'ensemble de la société. La formation de cette hiérarchie ressortit à deux phénomènes distincts :

a) La différenciation d'attitudes complémentaires entre deux sujets qui se rencontrent, c'est-à-dire la formation de *doublets.*

b) L'organisation de ces *doublets* en une hiérarchie, normalement linéaire.

La hiérarchie résulte donc d'une série de réactions entre sujets chacun à chacun, qui s'intègrent globalement en un ensemble structuré.

D. — COMPORTEMENT D'UN SUJET DE RANG INFÉRIEUR

Nous entendons par là tout sujet qui n'est pas en position α. On distinguera deux aspects :

1° Relations sociales.

Le sujet de rang inférieur se caractérise par des manifestations de type passif, ou bien par la fuite, devant toute compagne de rang supérieur.

1° Cas typique. — Par définition, un sujet exécute des manœuvres de type passif devant ses compagnes de rang supérieur; ce comportement constitue une réponse *immédiate* et *impérative.* La réaction est rapide. A l'extrême, elle apparaît à la suite de stimulations très variées, indépendantes de la compagne. Le phénomène évoque alors une *réaction à vide.*

— A l'inverse, en dehors du travail, une telle Guêpe ouvre rarement

(1) Dans une telle société de nombreux sujets n'ouvrent pratiquement jamais de rapports sociaux.

des contacts sociaux avec ses supérieurs. Typiquement, la Guêpe inférieure n'a pas l'initiative des rencontres.

Par contre, elle peut refuser le contact et s'éloigner lors des premières ouvertures. De plus, elle peut prendre l'initiative de rompre les rapports.

Si la forme de la rencontre est imposée par le rang de la compagne, sa fréquence et sa durée dépendent aussi du comportement propre de la Guêpe de rang inférieur.

2° ***Relations sociales atypiques.*** — Elles se caractérisent par la rareté ou le caractère *flou* des manœuvres.

— Celles-ci peuvent être déclenchées facilement mais de façon fugace; rapidement le sujet inférieur rompt le contact.

— Au contraire, le déclenchement peut exiger des ouvertures répétées et soutenues. A la limite, le comportement *passif* n'est qu'esquissé : les antennes, incomplètement baissées, s'immobilisent à peine; la tête reste à demi dressée; le contact est aussitôt rompu. Les manœuvres sont dites « *floues* » ou « *pas franches* ».

Ce type de comportement n'est pas lié obligatoirement aux caractères de la compagne.

Enfin, certains sujets, abordés par une compagne de rang supérieur, peuvent garder un certain temps un comportement qui évoque les manœuvres de type actif : on dit qu'ils *résistent.*

3° ***Phénomènes d'incompatibilité.*** — La présence au nid d'un sujet supérieur s'oppose parfois à celle du sujet inférieur.

— Certaines femelles quittent régulièrement le nid à l'arrivée d'un individu de rang supérieur.

— D'autres ne viennent au nid que pour de brefs séjours en étroite corrélation avec la motivation de ponte.

— D'autres, enfin, en arrivent, dans cette situation, à abandonner totalement le nid.

Une société pliogyne peut comprendre plusieurs Guêpes présentant un tel comportement. On conçoit que les caractères des femelles et le degré de stabilité du guêpier doivent être pris en considération lorsqu'on cherche à interpréter les *effets de groupe.*

On appelle Guêpes « *à incompatibilité sociale* » (*cf.* chap. IX, Guêpes sténocènes) les sujets qui ne participent aux activités du guêpier que sous certaines conditions restrictives concernant le groupe social. Dans une situation d'incompatibilité, la Guêpe abandonne définitivement le nid; certains groupements, au laboratoire, peuvent cependant être artificiellement maintenus.

Le phénomène d'incompatibilité est complexe et peut relever de plusieurs déterminismes :

— L'incompatibilité ne semble d'ordinaire pas liée à une compagne déterminée mais à une situation sociale; ainsi certaines Guêpes ne tolèrent aucun supérieur. En bien des cas, la fidélité au guêpier exige

même la présence de compagnes de rangs inférieurs (*cf.* chap. VII, Guêpes sténocènes).

Les observations de Yoshikawa (1955), sur l' « usurpation » d'une colonie de *Polistes* et l'expulsion de la « *propriétaire légitime* », nous semblent relever des phénomènes d'incompatibilité.

— En certains cas, d'ailleurs rares, l'incompatibilité serait liée à un individu déterminé plus qu'à une situation sociale.

— Enfin, d'une façon tout à fait exceptionnelle, l'incompatibilité n'est pas liée à la position ω : le sujet α *évite* une compagne de rang inférieur, voire refuse de rester au nid en sa présence. Sous certains aspects (oophagie notamment), cette Guêpe se comporte en individu de rang inférieur.

A propos des phénomènes d'incompatibilité, on notera qu'en cas de surpopulation, les Guêpes les plus promptes à abandonner le nid ne sont pas forcément celles qui occupent des positions sociales peu élevées. La hiérarchie ne représente donc pas un simple phénomène de concurrence pour le nid.

2° *Autres activités.*

Une position sociale inférieure entraîne des modifications dans l'accomplissement de diverses fonctions : ponte, oophagie différentielle, travail social, etc.

— L'acquisition d'une position sociale inférieure s'accompagne normalement d'un abaissement du taux de fécondité (*cf.* chap. VII).

— L'oophagie différentielle dépend étroitement de la position α. La spécialisation d'une seule Guêpe dans le contrôle oophagique représente l'aspect le plus apparent de la différenciation des fonctions reproductrices qui suit la formation de la hiérarchie.

— Les phénomènes sont moins nets en ce qui concerne le travail social. Selon Pardi, le sujet α se réserve les travaux n'exigeant pas son absence du nid et incite les inférieurs à assurer le travail à l'extérieur.

En fait, il nous semble abusif de considérer les individus de rangs peu élevés comme faisant fonction d'ouvrières. Ainsi, surtout en pliogynie, on voit fréquemment les sujets ω rester inactifs alors que le travail (construction notamment) est assuré par les sujets de haut rang.

La seule différence qui nous paraît significative concerne la récolte de nourriture, et plus spécialement de la nourriture protidique (proies). Même en cas de besoin accru de nourriture (en présence de larves), le sujet α ne participe généralement pas à la récolte de proies. La situation inverse, quoique rare, n'est cependant nullement exceptionnelle (*cf.* Deleurance, 1952).

Il semble qu'en certains cas la nourriture non protidique de la société (sucre ou peut-être eau) soit aussi récoltée en majeure partie par les inférieurs; en effet, l'isolement d'un sujet α ou sa réduction à la posi-

tion ω entraîne parfois sa mort en quelques jours (2 à 3) ; la dissection montre alors un jabot vide. Si, au contraire, on offre de la nourriture sucrée à l'animal dès le lendemain de son isolement, il l'absorbe avec avidité et survit ; par la suite, il peut apprendre à trouver lui-même sa nourriture. On notera qu'une Guêpe empêchée de se nourrir par des moyens mécaniques (muselière) meurt dans les mêmes délais.

— Diverses autres activités sont peu développées chez le sujet inférieur. Ainsi une Guêpe, d'ordinaire au cours d'un déplacement à la surface du nid, peut faire *vibrer* son abdomen (un peu comme dans la danse frétillante de l'Abeille). Le sujet inférieur ne manifeste normalement pas ce comportement (sauf en présence de larves).

La mobilité des sujets bas placés dans la hiérarchie reste souvent faible ; en dehors de leur travail, ils se retirent généralement derrière le gâteau. De plus, quand une Guêpe se déplace au voisinage d'un sujet de rang plus élevé, son comportement peut prendre une allure « *contractée* » : elle l'évite (voire fuit), s'immobilise au moindre contact, etc.

3° Rangs et différenciation des comportements.

L'apparition des rangs constitue une différenciation éthologique des sujets en présence : lors des contacts sociaux, les Guêpes dorénavant manifestent des comportements opposés et complémentaires. En outre, et parallèlement, des divergences s'observent dans l'exercice d'autres fonctions, notamment ponte et oophagie différentielle.

Ces aspects de la différenciation sont normalement liés ; leurs déterminismes, cependant, ne s'identifient pas absolument.

La hiérarchie précède normalement les autres formes de différenciation. Le rang inférieur s'accompagne rapidement d'un changement d'état réactionnel qui affecte l'exercice de diverses fonctions ; on observe cependant des cas de dissociation entre la situation sociale et la forme des activités d'ordinaire liées au rang (ponte, oophagie différentielle, travail ...) : une position sociale inférieure n'implique pas fatalement un comportement possédant toutes les caractéristiques qui, dans les conditions naturelles, sont statistiquement liées à cette situation.

Après la prise de rang, la scène caractéristique du rituel de contact n'aurait par elle-même aucun effet direct sur l'état réactionnel des individus. Les *indices de dominance* et de *passivité* définis par Pardi nous semblent refléter seulement des activités de nature superfétatoire. Ceci explique la possibilité théorique d'une dissociation entre rang et fonction : aucune des formes de différenciation ne serait cause des autres ; toutes seraient dues à des déterminismes agissant concurremment. La rareté de telles dissociations montre que ces déterminismes restent étroitement liés.

E. — COMPORTEMENT D'UN SUJET DE RANG SUPÉRIEUR

C'est celui qui garde le rôle actif dans le rituel de contact. L'examen de son comportement donne lieu à des remarques symétriques de celles que nous avons faites à propos du sujet inférieur : on peut le schématiser ainsi : « Liberté totale dans l'initiative des contacts, pouvant aller jusqu'à l'agressivité. Contrôle des rapports sociaux ouverts par les autres sujets. »

1° Relations sociales.

La fréquence des contacts varie beaucoup. En certains cas, elle est très forte et le sujet montre un comportement particulier : très vif, il se précipite vers ses compagnes (plus spécialement son inférieur immédiat), les poursuit, et les importune par d'incessantes ouvertures qui peuvent prendre l'allure de véritables agressions (1).

Une telle Guêpe est dite *persécutrice* : elle se livre à peu près constamment à des manifestations de type actif en présence de ses compagnes.

Des faits analogues ont été décrits par Janet (1895 *a*) chez *Vespa Crabro* L., Pardi (1942) chez *Polistes* et Free chez divers *Bombus* (*B. agrorum* L. et *B. pratorum* L.) : dans des sociétés sans Reine une ouvrière pondeuse, et une seule, prend un comportement voisin de celui que nous avons décrit.

D'une manière générale, la Guêpe de haut rang se montre plus intolérante envers les compagnes de rangs inférieurs proches du sien.

En résumé, un sujet jouit d'une liberté d'autant plus grande et exerce un contrôle d'autant plus strict sur la population qu'il jouit d'un rang plus élevé.

2° Autres fonctions.

Le sujet α a le libre exercice de toutes les fonctions. Dans les conditions naturelles, les phénomènes les plus frappants concernent sa participation prépondérante à la ponte et son monopole (2) dans l'oophagie différentielle.

Le sujet α manifeste le comportement reproducteur typique de la

(1) Certaines Guêpes ne manifestent pratiquement pas d'autres activités sociales.
(2) L'exercice de ce monopole n'est pas fatal : certains sujets α n'expriment aucune oophagie différentielle.

femelle de Poliste (1); les activités qui sont peu développées en position α (récolte de proies notamment) peuvent s'intensifier si le besoin s'en fait sentir. Il ne s'agit pas d'une différenciation foncière qualitative des comportements.

F. — GENÈSE DE LA HIÉRARCHIE SOCIALE

Dans la formation d'une hiérarchie entre deux sujets, on doit considérer deux phénomènes distincts :

— la différenciation de rangs entre animaux tout d'abord doués de comportements équivalents;

— la permanence des rapports : normalement la hiérarchie se maintient inchangée par la suite.

1° La différenciation des rangs.

Quand on réunit sur le même nid deux sujets intolérants l'un envers l'autre, ils se livrent aussitôt de violents combats. Ceux-ci ne cessent qu'à la différenciation des rangs; pour cette raison nous les appelons *combats de différenciation.*

A. — LE COMBAT DE DIFFÉRENCIATION

Description du combat. — Lorsque les deux Guêpes se détectent pour la première fois, elles accélèrent vivement l'allure, se dirigent l'une vers l'autre et se trouvent finalement face à face. A ce moment, les antennes se dressent fortement et s'animent d'un mouvement rapidement accéléré; les scapes sont relevés et les funicules frappent violemment la partie antérieure (et notamment les antennes) du vis-à-vis. Bientôt les mandibules s'agitent à leur tour, s'écartent et se rapprochent à un rythme précipité; les Guêpes entrent en contact d'une façon plus étroite, redressent la partie antérieure du corps et « s'attaquent » spasmodiquement à coups de mandibules.

Si aucune Guêpe ne cède, elles s'enlacent, s'agrippent fortement (elles tombent alors souvent au sol) et dardent leur aiguillon contre l'adversaire. Un animal peut être piqué; il meurt alors rapidement (2). Le plus souvent, les Guêpes se séparent (plus ou moins accidentellement) sans qu'il y ait eu piqûre. Le combat ne cesse qu'à l'apparition d'une hiérarchie entre les combattants.

La vivacité des gestes, l'allure générale des réactions, la ressemblance avec les luttes interspécifiques, la possibilité du meurtre d'un des sujets, etc., nous font considérer ce type de rencontre comme un *combat.* Normalement il ne comporte pas de mise à mort.

(1) Si ses caractères propres le lui permettent.
(2) Quand on veut éviter cet accident, on coupe l'aiguillon au préalable.

Le combat s'interrompt, à une phase très variable, dès qu'un sujet prend le comportement de type passif, après 10 à 15 rencontres, au maximum. La durée totale des corps à corps, de ce fait, n'excède pas quelques dizaines de secondes.

Déclenchement du combat. — On ne considérera ici que le combat en rapport avec l'apparition d'une hiérarchie (combat de différenciation).

Free (1955), dans une société orpheline de *Bombus*, a observé, lors de l'introduction de sujets étrangers, des combats analogues à ceux que nous avons décrits. Cet auteur suggère que l'intensité du comportement agressif serait liée au développement des ovaires de l'étrangère, peut-être par suite d'une odeur particulière.

Selon Richards (1955), « chez les Bourdons et la plupart des Guêpes sociales, la Reine attaque tout autre individu essayant de pondre, et ce comportement est suscité beaucoup plus par l'acte d'oviposition que par la simple présence d'une autre femelle féconde ».

Aucune de ces hypothèses ne rend compte de nos observations sur le combat de différenciation sociale chez le Poliste.

Tout d'abord, en effet, les observations n'indiquent pas que la perception de « l'acte d'oviposition » incite directement une Guêpe à attaquer sa compagne en train de pondre.

Certains sujets inférieurs, il est vrai, contactés pendant la ponte, déclenchent chez l'individu α une réaction qui peut devenir violente. Mais celle-ci semble liée à l'absence de la réponse normale aux ouvertures, le sujet inférieur en train de pondre ne pouvant exécuter les manœuvres de type passif. D'ailleurs, la même réaction, parfois plus violente encore, est déclenchée par une Guêpe profondément plongée dans une cellule, la tête la première (1), ou même au travail, quand elle ne répond pas aux ouvertures.

De même, on ne note pas de corrélation significative entre l'apparition de l'agressivité et le développement des ovaires : une Guêpe peut être très agressive envers une étrangère ovariectomisée, ou non sortie de diapause (et à ovaires filiformes).

En fait, le facteur déterminant nous semble constitué par le comportement des Guêpes en présence. Le combat résulte du choc de comportements non différenciés; il ne cesse que lorsque les Guêpes exécutent les manœuvres complémentaires typiques du rituel de contact. *La société ne peut exister que si elle est hiérarchisée.*

B. — APPARITION DE COMPORTEMENTS COMPLÉMENTAIRES

Les manifestations de type passif interviennent à des stades très variables du combat; elles semblent refléter une modification durable de l'état réactionnel.

(1) Il s'agit souvent de jeunes imagos qui viennent d'apparaître.

La position inférieure ne se manifeste pas exclusivement par un comportement de type passif; un sujet peut rompre les contacts et *fuir*. La fuite n'arrête pas l'agressivité de la Guêpe antagoniste qui peut *poursuivre* le fuyard sans cesser ses manœuvres très vives. La réaction de *fuite* indique déjà le passage à un état réactionnel de type passif.

C. — CONCLUSIONS

— La réunion de deux Guêpes intolérantes sur le même nid donne lieu à de violents combats qui se répètent jusqu'à la différenciation des sujets.

— Le rituel de contact se présente pour l'individu α comme une forme très atténuée de l'agressivité. Initialement, le sujet qui prend la position inférieure présente aussi des réactions agressives.

— La différenciation se caractérise donc essentiellement par la perte de son intolérance pour le sujet qui prend la position inférieure. Malgré le caractère généralement brutal de cette perte, le maintien temporaire d'une « *résistance* » témoigne de la possibilité d'une certaine progression par étapes.

— Le passage à la position inférieure est parfois annoncé par une modification préalable du comportement intolérant chez la Guêpe : ainsi la vivacité de l'approche tend à diminuer au cours des combats successifs. L'observation attentive des agressivités permet souvent de prévoir le sens de la future hiérarchie bien avant sa formation effective.

2° Stabilisation des rangs. Maintien de la hiérarchie.

La différenciation des comportements, quoique réversible, est définitive dans un milieu stable.

On observe parfois la reprise d'une résistance notable, voire de vifs combats, à la première rencontre de la journée qui suit la différenciation; on connaît, d'ailleurs, l'importance des cycles de 24 heures dans le comportement acquis. Une résistance du même type peut aussi se développer lors de certains événements de la vie du nid : éclosion de larves, apparition d'ouvrières, etc. Fors ces cas, une hiérarchie établie n'est plus remise en question.

La fuite ne fait qu'indiquer le changement d'état réactionnel; pour aucun des sujets elle ne règle le problème des rapports sociaux. La fuite représenterait un moindre degré de différenciation, d'ailleurs fugace : elle doit être remplacée par des manifestations de type *passif*.

Le sujet inférieur peut exécuter des manœuvres atypiques, rudimentaires et fugaces : il baisse les antennes, incline légèrement la tête, mais ne s'immobilise pratiquement pas et s'éloigne aussitôt. Cette

manœuvre suggère un reste d'intolérance (plus faible que dans le cas de la fuite) : un tel sujet « *réfractaire* » peut, très rarement, engager de violents combats par la suite.

Toutes ces modalités extériorisent des différences intrinsèques; l'intégralité des caractères du sujet inférieur s'acquiert avec une rapidité variable suivant les individus. Le délai, cependant, n'excède jamais quelques jours.

Conclusions.

La différenciation de rangs se traduit essentiellement par une limitation des activités du sujet ω : le comportement qualifié d'intolérance cesse de s'exprimer sous sa forme brute, pour revêtir une forme atténuée qui lui confère des fonctions d'organisation.

La différenciation est toujours très rapide et brutale, mais l'observation peut déceler des étapes dans le changement d'état réactionnel. La réponse du futur ω aux ouvertures de sa compagne peut passer par plusieurs formes successives : *résistance* suivie de *fuite, fuite,* attitude *réfractaire,* et enfin *manœuvres passives* typiques.

Après la différenciation, le sens des relations sociales ne se modifie plus en milieu stable.

G. — HIÉRARCHIE SOCIALE ET DOMINANCE

Les observations précédentes rappellent les phénomènes de dominance sociale qu'Allee a tout d'abord définis chez les Oiseaux (1). Cet auteur considère comme une échelle de dominance toute hiérarchie *(rank order)* dans laquelle « *une haute position... résulte d'un succès au cours d'un combat actif ou de la manifestation du comportement qui, normalement, précède ou accompagne un combat* » (2). De même, selon Grassé (1950) la dominance « *est la faculté que possède un individu de provoquer une réaction de retraite chez un autre individu par sa seule présence ou par une certaine mimique* ».

On a décrit plus haut les modalités variées de la différenciation et les comportements caractéristiques des diverses positions. D'après ces observations, la hiérarchie notée chez le Poliste doit être classée parmi les phénomènes de dominance sociale. Le sujet α est donc un individu *dominant* et sa compagne un *subordonné.* Les manifestations de type passif constituent une *réaction de retraite* ou une *soumission.* Comme chez les Oiseaux, on distingue « *des degrés dans la réaction : résistance, combat, fuite au bout d'un temps variable; réaction d'évitement*

(1) Notamment d'après les observations de Schjelderup-Ebbe.

(2) « *High position ... is based on success in active fighting, or in the display of behaviour that normally precedes or acompanies fighting.* »

immédiate, attitude de soumission » (Grassé, 1950). Le *rituel de contact* constitue une *scène de dominance.*

Nous considérons donc la hiérarchie sociale comme une échelle de dominance; le sujet α est dominant, les autres sont ses subordonnés, sur ce point nos résultats sont en complet accord avec ceux de Pardi.

Cette échelle est-elle « *del tutti pointi comparabile a questa descritta nei Vertebrati* » ? Nous étudierons cette question plus tard.

H. — HIÉRARCHIE SOCIALE ET EFFET DE GROUPE

Dans sa forme la plus simple, la société polygyne comporte un sujet dominant et un sujet subordonné. La différenciation des sujets se traduit par deux catégories de phénomènes dont nous chercherons ici à préciser la nature (leur mécanisme sera étudié plus loin) :

a) *L'existence de rangs.* — Elle implique une modification du comportement de la Guêpe subordonnée; celle-ci s'immobilise désormais en attitude de soumission face aux ouvertures de sa compagne.

b) *L'existence de différences concernant d'autres activités.* — La subordonnée subit un handicap dans l'accomplissement de diverses fonctions, ponte et oophagie différentielle notamment. On verra, en outre (*cf.* chap. VIII), que le sujet α est également affecté.

La formation de la hiérarchie ne constitue pas un effet de groupe, mais elle conditionne toute une série de phénomènes qui relèvent de cet effet.

Le caractère original de l'effet de groupe observé ici réside dans le fait que l'interaction exige une intégration préalable des sujets par le truchement du rituel de contact : deux Guêpes n'interagissent que si elles ont noué des rapports hiérarchiques.

En termes vulgaires, elles ne se connaissent, c'est-à-dire ne peuvent s'influencer, que si elles sont différenciées en supérieur et inférieur.

Conclusions.

— Dans une société polygyne de *Polistes gallicus* L., des relations de dominance de type *Peck right* unissent tous les sujets deux à deux.

— Les relations s'ordonnent suivant une échelle, typiquement linéaire, étendue à l'ensemble de la société.

— La dominance possède un rôle organisateur certain dans la société (notamment par sélection de sujets compatibles). Celui-ci ne joue toutefois qu'à l'intérieur de limites précises.

— L'établissement de la dominance entre deux Guêpes est immédiat; il se fait normalement à la suite de combats.

— La hiérarchie sociale se caractérise par sa grande stabilité; tant que le milieu n'est pas modifié, les rapports de dominance entre deux Guêpes ne s'inversent pas.

— La différenciation hiérarchique conditionne l'apparition d'un effet de groupe dont les conséquences dépendent du rang de l'animal.

II. — ACTIVITÉ OVARIENNE ET INTENSITÉ DE LA DOMINANCE

Chez les Vertébrés, notamment chez les Oiseaux et les Mammifères, une étroite corrélation unit l'activité humorale des gonades et le comportement de dominance.

Elle concerne à la fois le sens de la différenciation hiérarchique quand on met deux individus en présence et le rang occupé par un individu quelconque.

Pardi (1946 *et seq.*) trouve des phénomènes tout à fait comparables dans les sociétés de *Polistes* (*P. gallicus* L. notamment). Ses résultats lui suggèrent deux conclusions de portée générale.

a) Si l'on réunit deux femelles, celle qui a les ovaires les plus actifs prend le rang α. Grossièrement, cette activité peut être indiquée par l'indice ovarien (longueur moyenne du plus grand ovocyte de chaque ovariole) « *Generalmente... ad indice ovarico maggiore corrisponde un comportamento dominante.* »

b) Le parallélisme entre rang et état des ovaires persiste, voire devient plus étroit, au cours de la période d'association; ainsi « *alla fine della associazione poliginica* (1), *la* α *ha ovari svilupatissimi, la* β, *la* γ *hanno ovari tanto piu regrediti par quanto piu bassa e la posizione loro nella scala* » (2). Pour expliquer ce parallélisme, l'auteur émet « *l'ipotesi, assai verisimile, che lo stato della gonade influisca in qualche maniere la forma della condotta e quindi la posizione dell'individuo nella scala sociale* » (3). Ailleurs, il attribue cette influence éventuelle à une action endocrine de l'ovaire « *E verisimile che le condizione degli ovari, presubilmente per via incretoria, influiscano nel determinare la forma del comportamento* » (4).

(1) La « fin de l'association polygyne » correspond à l'apparition des premières ouvrières, soit 40 à 45 jours après la première ponte dans nos conditions d'expérience. A ce moment, selon Pardi, l'α expulserait ses subordonnées, qui sont remplacées par des ouvrières.

(2) « A la fin de l'association polygyne, la α a des ovaires très développés, la β, la γ ont des ovaires d'autant plus régressés que plus basse est leur position dans la hiérarchie. »

(3) « L'hypothèse tout à fait vraisemblable que l'état de la gonade influence d'une certaine façon, la forme de la conduite et dès lors la position de l'individu dans l'échelle sociale. »

(4) « Il est vraisemblable que l'état des ovaires, sans doute par voie endocrine, a une influence dans le déterminisme du comportement. »

Toutefois Pardi n'exclut pas l'idée d'une absence de causalité directe entre activité ovarienne et comportement dominant : « *Nulla naturalmente ci vieta di suppore, pero, che il comportamento e lo sviluppo degli ovari siano, l'uno independentemente dall'altro, influenzati dalla attivita dei Corpora allata* » (1).

Le parallélisme entre rang et état des gonades serait maintenu activement par les animaux; si, par exemple, le sujet β a des ovaires plus développés que ceux de sa compagne α, par suite d'une défaillance de celle-ci, il « lutte pour conquérir la position α ».

On a recherché dans quelle mesure l'activité ovarienne règle le comportement dominant, et en particulier influence l'apparition et le maintien de la hiérarchie. Dans ce but, nous avons examiné le comportement des animaux durant diverses périodes de leur vie imaginale.

A. — DIAPAUSE OVARIENNE

Toute population de Guêpes en diapause ovarienne est ordonnée en une hiérarchie, typiquement linéaire. Les relations sociales présentent les mêmes caractères que durant la vie reproductrice.

Deux Guêpes en diapause peuvent se livrer de très violents combats. Comme dans le guêpier, leur coexistence sur un même territoire est étroitement conditionnée par l'établissement d'une hiérarchie.

— Les rangs s'expriment par les mêmes réactions complémentaires et stéréotypées que durant la vie reproductrice *(rituel de contact)*.

— La forme des rapports reste stable tant que le milieu (gîte, compagnes) n'est pas modifié, les positions relatives des divers sujets ne changent pas.

— La fin de la diapause, pour certaines femelles, ne provoque pas un bouleversement de la hiérarchie; tant que les Guêpes ne se séparent pas, leurs rapports restent inchangés. De plus, aucune scène ne suggère alors une aggravation de la tension sociale.

— L'exercice et les modalités de la dominance ne sont donc pas liés à l'activité d'ovaires mûrs. L'organisation hiérarchique est un phénomène très général chez le Poliste : le rituel de contact représente une caractéristique permanente de son éthologie.

B. — FEMELLES EN PÉRIODE REPRODUCTRICE

On a étudié les relations sociales au sein du guêpier, à l'exclusion des contacts pris en d'autres occasions (lieux de récolte, gîtes, etc.).

L'activité ovarienne a été mesurée par deux indices :

(1) « Rien n'interdit de supposer, toutefois, que le comportement et le développement des ovaires sont, l'un indépendamment de l'autre, influencés par l'activité des Corpora allata. »

— La cadence journalière de ponte; en fait, elle n'indique pas exactement l'activité de l'ovaire car tous les œufs produits ne sont pas pondus (*cf.* chap. I).

— L'indice ovarien; il représente la moyenne des tailles du plus grand ovocyte des divers ovarioles.

Tous deux ne fournissent pas toujours les mêmes résultats.

1° La société digyne.

1° Différenciation des rangs. — On constitue des sociétés digynes en procédant toujours de la même manière : deux sujets normaux, de rang α en digynie, et en pleine activité reproductrice sont réunis sur le nid de l'un d'eux. Le tableau XIX donne les cadences de ponte avant

Tableau XIX. — Cadence de ponte et formation d'une hiérarchie (femelles en pleine activité reproductrice).

Do	*Au*	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+						
	Al									+(*)		+			+	+	+	+	+	+
d		2,8	1,7	1,4	1	0,8	0	−0,4	−0,5	−0,6	−0,6	−0,8	−0,8	−0,8	−1	−1,4	−1,4	−1,7	−2,2	−2,2

(*) La Guêpe autochtone est en voie d'épuisement.

Légende :

Do : Dominante, le signe + indique la Guêpe qui prend le rang α dans la nouvelle société digyne. — *Au* : Autochtone, c'est-à-dire Guêpe qui garde son nid. — *Al* : Allochtone, Guêpe qui change de nid. — *d* : différence entre les cadences de ponte observées pour chaque Guêpe durant les 5 jours précédant l'association. On pose : $d = c_{Au} - c_{Al}$.

Les chances, pour l'autochtone, de dominer l'allochtone croissent avec la valeur de *d*. L'allochtone n'a dominé régulièrement l'autochtone que lorsque sa cadence de ponte était plus forte d'au moins 1 à 1,5 ω/j.

Calcul de la corrélation : il se fait à l'aide de la formule

$$r = \frac{m' - m''}{\sigma} \cdot \sqrt{pq}$$

on a : $m' = \frac{4,6}{11} = 0,42$, $m'' = -\frac{11,3}{8} = -1,41$ $\sigma = \sqrt{\frac{32,51}{18}} = 1,81$

$$p = \frac{11}{19}, \quad q = \frac{8}{19}, \quad \sqrt{pq} = \frac{9,38}{19} \# 0,4$$

d'où : $$r = \frac{1,83 \times 0,49}{1,81} \# 0,49 \text{ soit } p < 0,05.$$

l'expérience et le sens de la hiérarchie qui s'établit; la plus forte pondeuse, toutes choses égales d'ailleurs, tend à prendre le rang α. Le résultat est d'autant plus constant que la différence entre les pontes est plus importante.

La réunion de deux sujets β (= ω) donne des résultats variables. Les pontes ne permettent plus de prévoir le sens de la différenciation.

Enfin, l'ovariectomie d'une Guêpe ne l'empêche pas absolument, au moins dans les jours qui suivent, de dominer une étrangère intacte. Il paraît probable, cependant, qu'une telle intervention entraîne à la longue une baisse de l'intolérance et facilite la subordination.

2° ***Persistance des rangs.*** — Normalement, l'individu α pond plus que sa compagne; mais des Guêpes dominantes moins fécondes que leurs subordonnées, voire à peu près stériles, s'observent communément durant une période prolongée. Nos interventions peuvent produire ce résultat avec facilité (GERVET, 1956).

Les dissections donnent lieu à des constatations analogues. On note également une discordance entre la ponte et le développement des gonades : une faible cadence de ponte chez un sujet ω n'indique pas obligatoirement un indice ovarien peu élevé. Contrairement aux résultats de PARDI, nous pensons qu'il est impossible de caractériser avec certitude un individu ω par le faible développement de ses ovaires.

Enfin, l'ovariectomie du sujet α n'entraîne pas une modification de la hiérarchie; il reste capable d'exprimer sa dominance plus d'un mois après l'opération.

L'expression de ce comportement semble cependant devenir moins intense à la longue.

2° La société pliogyne.

1° ***Différenciation des rangs.*** — La réunion de sujets α donne lieu aux mêmes remarques qu'en digynie; les résultats, cependant, sont plus inconstants.

Pour les autres sujets les phénomènes sont très variables; on ne peut se baser sur les cadences de ponte pour prévoir l'issue d'une rencontre donnée.

2° ***Persistance des rangs.*** - L'observation montre qu'une hiérarchie stable n'implique pas que tout sujet dominant ait des ovaires plus actifs que le reste de la population. Les relations entre ponte et rang (tableau XX) sont encore moins rigoureuses qu'en digynie : si le sujet ω est d'ordinaire peu fécond, la plus forte pondeuse n'est pas obligatoirement en position α. Quant aux individus λ, leur ponte est très variable. Enfin, nous avons noté un arrêt de la ponte chez un sujet α durant une vingtaine de jours sans remarquer ni inversion des rapports, ni même aucune scène suggérant une quelconque « lutte pour la position α » (1).

(1) Ceci est général. Nos observations, en cela, ne confirment pas celles de PARDI.

Tableau XX. — Cadences journalières de ponte en pliogynie

N	*Da*	*CPo*							
	♀	*140*	*215*	*188*	*190*	*168*	*186*	*178*	*189*
6-58-1.	14-III	2,3	1,4	0	0	0	0,1	0	0
	25	1,4	0,7	0	0	0	0,7	0	0
	5-IV	0,6	0,5	0	0	0	0,3	0	0
	18	1	0,1	—	0	0	0,6	0	0
	♀	*194*	*176*	*180*	*172*	*177*			
6-58-2.	7-V	2,3	2,9	1,9	1	1,1			
	20	5,2	5,2	1,6	1,7	1,3			
	2-VI	3,8	5	0,2	0,7	0,7			
	13	2,5	3,6	0,1	0	0,2			
	25	1	2,7	0,3	0	0,1			
	♀	*262*	*218*	*278*	*200*	*260*			
14-58.	19-III	0,4	3,2	3,3	0	0			
	31	1,8	2	1,2	0	0			
	12-IV	1,4	2	0	0,1	0			
	♀	*37*	*84*	*65*	*61*	*48*	*55*	*36*	*63*
1 A.	1-IV	1,9	0,5	0	2	0,5	1,9	0	0
	♀	*249*	*253*	*257*	*254*	*187*	*256*		
4-58.	14-III	3,8	0,5	0,9	—	0,2	0		
	26	2,3	2	2,1	—	0	0		
	8-IV	0	0	1,7	0,4	0	0		
	19	0	0	2,6	0,6	0	0		

N. B. — Le nid *6-582*, seul, contient du couvain larvaire.

Légende :

N : nid. — *CPo* : Cadence journalière de ponte (établie sur 10 jours). — *Da* : Date du début de la décade sur laquelle a été calculée *CPo*. — ♀ : Matricule de la Guêpe; les divers sujets sont disposés dans l'ordre hiérarchique.

Le tableau montre, à titre d'exemple, diverses pontes observées en pliogynie. On voit que, généralement, les sujets de haut rang ont une cadence de ponte relativement forte tandis que le sujet ω pond assez peu. La société pliogyne peut comprendre une majorité de sujets pratiquement inféconds (*6-58-1, 4-58*). Le sujet le plus fécond occupe fréquemment le rang α mais peut aussi bien occuper les rangs β (*4-58* le 12-IV), γ (*14-58*) voire δ (*1 A*), cependant que le sujet α peut avoir la même *CPo* que le sujet ζ (*1 A*) ou cesser de pondre durant 20 jours sans perdre son rang (nid *4-58*).

L'examen des ovaires (tableau XXI) ne montre pas de correspondance rigoureuse entre l'échelle des indices ovariens et la hiérarchie sociale. Nos résultats sont donc en contradiction avec ceux de Pardi (1950)

Tableau XXI. — Relations entre posit

Nid		Population								
7 B	♀	*220*	*281*	*247*	*213*	*282*	*300*	*231*	*289*	*2*
	I	0,44	1,00	0,50	0,44	1,44	1,12	1,06	0,87	0,
9 A	♀	*214*	*278*	*148*	*211*	*244*	*210*	*212*	*245*	
	I	0,69	1,31	0,44	0,62	0,44	0,44	0,75	0,94	
2-57	♀	*206*	*231*	*261*	*272*					
	I	2,12	1,06	0,37	0,81					
11-57	♀	*230*	*232*	*238*	*228*					
	I	0,25	0,37	0,25	0,25					
1-A	♀	*302*	*286*	*233*	*263*	*148*	*292*	*295*	*297*	*2*
	I	2,06	1,44	0,25	0,25		0,25	0,31	0,37	0,
5-57	♀	*246*	*245*	*240*	*235*	*236*				
	I	1,87		1,06	0,25					
6-58	♀	*241*	*251*	*248*						
	I	0,56	1,19	0,19						
4-58	♀	*249*	*253*	*257*	*254*	*187*	*256*			
	I	0,50	0,25		1,87	0,62	0,69			
6 58-2	♀	*140*	*215*	*190*	*182*	*186*	*168*	*189*	*178*	
	I	1,00	1,31	1,00	0,25	1,00	0,25	0,81	0,25	
14-58	♀	*262*	*218*	*278*	*200*	*260*				
	I		2,44		1,19	0,19				
3-57	♀	*275*	*219*	*279*	*283*	*291*				
	I	1,44	1,50			0,44				
4-A	♀	*159*	*203*	*225*	*224*					
	I	1,37	1,94	1,06	1,00					
7-57	♀	*160*	*227*	*226*	*205*	*204*				
	I	2,00	1,69	0,31	0,31	0,31				
2-58	♀	*199*	*198*							
	I	1,69	0,37							
2-A	♀	*264*	*250*	*239*	*221*	*267*	*217*	*207*	*208*	
	I	0,50		1,69	0,69	0,69	0,87	0,25	0,37	

Légende :

♀ : Matricule de la Guêpe. — I : Indice ovarien, c'est-à-dire moyenne (exprimée en millimètres) des tailles du plus grand ovocyte de chaque ovariole.

Le tableau indique pour 16 sociétés polygynes (allant de la digynie à l'hexadécagynie), la hiérarchie sociale et les indices ovariens correspondants. Il ne révèle

IALE ET INDICE OVARIEN EN PLIOGYNIE

						Hiérarchie
268	304	216	284	283	276	220 > 281 > 247 > 213 > 282 > 300 > 231 > 289 > 277 > 255 > 268 > | 304 > 284 > 283 > 276 / 216
0,44					0,50	
						214 > | 278 > 211 / 148 > 244 > 210 > 212 > 245
						206 > 231 > | 261 / 272
						230 > 232 > 238 > 228
298						302 > 286 > | 233 / 263 > | 148 > | 295 / 297 > 298 / 292 > 243 > 296
0,37						
						246 > 245 > 240 > | 236 / 235
						241 > 251 > 248
						249 > 253 > 237 > 254 > 187 > 256
						140 > 215 > | 190 / 182 > | 186 / 168 > | 189 > 178
						262 > 218 > 278 > 200 > 260
						275 > 219 > 279 > | 291 / 283
						159 > 203 > 225 > 224
						160 > 227 > 226 > 205 > 204
						199 > 198
						264 > 250 > 239 > 221 > 267 > 217 > 207 > 208

pas de parallélisme net entre la hiérarchie de dominance et l'échelle des indices ovariens. D'après l'ensemble des cas rassemblés, le sujet α a, en moyenne, des ovaires plus développés (I = 1,18) que le sujet ω (I = 0,52), mais le détail des phénomènes montre que l'animal possédant le plus fort indice ovarien peut également occuper le rang β (*cf.* nids 9 A, 6-58, 4 A), voire ε (nid 7 B). L'observation n'indique aucune tension sociale particulière dans ces cas.

pour qui « *La stabilirsi iniziale della gerarchia, tanto nella associazione poliginica, quanto fra le operaie appena sfarfallate, sia in relazione alle condizione fisiologiche delle gonadi degli individui che si incontrano* ».

CONCLUSIONS

Le comportement de dominance n'est pas impérativement lié à la fonction reproductrice, ni même, d'une manière rigoureuse, au fonctionnement des ovaires; on sait d'ailleurs que chez l'Insecte les gonades n'affectent en général pas directement le comportement reproducteur (1). De même, selon Wigglesworth (1950) « *the sexual behaviour is apparently not influenced by the gonads* ». Par conséquent, la corrélation entre la cadence de ponte et l'issue des combats de différenciation (tableau XIX) n'indiquerait pas un lien direct de causalité.

Remarque. — L'étroit parallélisme observé par Pardi entre rang et indice ovarien pourrait s'expliquer en partie par des phénomènes de sélection liés aux conditions de l'observation; les Guêpiers, en effet, sont observés dans la nature et ne correspondent pas à un échantillon au hasard de la population (*cf.* page 609). Dans nos expériences, au contraire, le mode d'association des individus empêche un tel biais systématique.

III. — EFFETS D'AUTRES FACTEURS SUR LA FORMATION D'UNE HIÉRARCHIE SOCIALE

1° Variations individuelles.

Dans la même situation sociale, toutes les Guêpes ne sont pas équivalentes; sous le rapport de l'intolérance, en particulier, on observe une grande diversité. Certains sujets, très fortement intolérants, attaquent d'emblée et de façon très vive toute Guêpe non encore classée hiérarchiquement. A l'opposé, dans certains cas extrêmes, la Guêpe se soumet spontanément à n'importe quelle étrangère.

Il en résulte que bien souvent, voire de façon générale, le sens de la hiérarchie dépend fortement de la qualité des Guêpes en présence.

2° Territoire.

Le territoire d'un animal représente une partie différenciée de l'espace, spécialement chargée de significations. Plusieurs territoires sont liés aux diverses activités de l'animal : nid, lieu de chasse, gîte, etc.

(1) Deleurance (1955) a montré que l'ovariectomie met fin à l'activité de construction d'origine interne.

Pour la reproductrice en activité, c'est au nid que s'exprime le plus brutalement le comportement de dominance. Dans certains cas, cette relation entre territoire et dominance peut être facilement mise en évidence; par exemple, on a pu provoquer l'inversion temporaire d'une hiérarchie en agissant sur le territoire.

17 janvier 1956. En fin de journée, réunion, sur le nid de $Rtga_2$, des Guêpes $Rtga_3$ et $Rtda_2$, auparavant α en digynie. Aucune rencontre.

18 janvier. Première rencontre : $Rtga_3$ domine $Rtda_2$ sans grande résistance. Après quelques heures, les Guêpes reçoivent l'ancien nid de $Rtda_2$; dès la première rencontre on note la nouvelle hiérarchie : $Rtda_2 > Rtga_3$ sans résistance. Quelques heures plus tard, toutefois, les rapports s'inversent à nouveau; toujours sans résistance, on a $Rtga_3 > Rtda_2$. Par la suite la hiérarchie se maintient.

Des résultats semblables ont été obtenus à la suite d'un transfert de cage sans changement de nid; ce qui prouve que le nid n'est pas le seul élément du territoire capable d'influencer le comportement dominant.

Si les différences intrinsèques sont faibles, la dominance est favorisée par la possession du territoire et en particulier du nid. Dans un guêpier étranger une Guêpe se subordonne avec plus de facilité.

Le territoire ne compense pas cependant de fortes différences intrinsèques; le facteur individuel est prépondérant.

Les observations, parfois divergentes, de certains auteurs s'expliquent de ce fait. Ainsi Brian M. V. et Brian A. D. (1951) notent qu'une Reine de *V. sylvestris* Scop. peut tuer un envahisseur; de même, selon Sakagami et Fukushima (1957, *b*), la rencontre de deux Guêpes (*Polistes fadwigae* Dalla Torre) sur le nid de l'une d'elles provoque un violent combat, d'ordinaire gagné par la « propriétaire légitime ». A l'inverse, Yoshikawa (1955) décrit un cas d'usurpation où la Guêpe étrangère reste victorieuse et prend le rang α.

3° Age.

Durant les premières heures de sa vie imaginale, la fondatrice-fille est tolérée par n'importe quelle compagne; elle-même ne manifeste d'ailleurs aucune intolérance (1). Cette situation dure peu. On a vu qu'ensuite les Guêpes en diapause ovarienne peuvent livrer de violents combats.

Au cours de la période reproductrice, nous n'avons pu dégager une influence significative de l'âge sur la différenciation des positions sociales.

A la fin de leur vie, cependant, l'usure physiologique de certaines Guêpes s'accompagne d'une baisse de leur intolérance envers les étrangères : elles se subordonnent avec plus de facilité qu'auparavant (*cf.* ♀♀ 54, 425 ...).

Dans ce cas, l'âge exercerait une action indirecte, sans doute liée

(1) Cette propriété est utilisée quand on veut enrichir un guêpier en individus sans déclencher l'agressivité de ses membres.

à une baisse de motivation en rapport avec un épuisement physiologique.

Rappelons que, tout au long de son existence, on peut expérimentalement modifier le rang d'une Guêpe aussi souvent qu'on le désire.

4° Rang précédemment occupé.

Nous examinerons deux aspects de son influence, au reste étroitement liés :

— sur l'intensité des réactions envers une étrangère;

— sur la position prise dans une nouvelle association.

1° Intensité des réactions envers une étrangère. — On réunit des sujets dont les positions sociales sont connues et on note l'intensité des réactions. Deux cas sont distingués selon que les Guêpes réunies occupaient auparavant des positions sociales homologues ou non.

a) *Sujets de même position sociale.* — L'intensité des réactions est plus forte si on réunit deux sujets α que si l'on groupe deux individus ω (= β en digynie).

Pour les divers sujets λ, l'intensité des réactions varie beaucoup; en général elle est moins forte que dans le cas d'individus α.

b) *Sujets de positions sociales différentes.* — Les réactions sont moins vives : la nouvelle hiérarchie apparaît à peu près sans combat.

2° Sens de la nouvelle hiérarchie. — Si l'on réunit deux sujets de positions sociales différentes, chacun d'eux tend à conserver sa position antérieure.

On soulignera que seul importe le rang occupé immédiatement avant l'association; le passé lointain paraît sans importance.

5° Présence de compagnes.

La présence des compagnes habituelles favorise la conservation des rangs; en présence de ses subordonnés un sujet α a plus de chances de conserver son rang quand il rencontre une Guêpe étrangère.

Cependant, les cas d' « usurpation » d'une société polygyne par une Guêpe étrangère (*cf.* aussi Yoshikawa, 1955) montrent que l'influence simultanée du territoire et des compagnes ne saurait compenser de fortes différences intrinsèques.

A l'inverse, l'éclosion des imagos peut provoquer la remise en question — voire l'inversion — des rapports sociaux. Pardi (1942, 1946) observe alors de violents combats amenant l'expulsion des auxiliaires. Ces réactions ne sont cependant pas générales.

6° *Rencontres précédentes.*

Les relations de dominance établies entre deux Guêpes ne sont normalement plus remises en question par la suite; nous avons cherché à connaître l'effet d'une interruption des rapports sur la persistance des rangs.

Dans ce but, on sépare, durant une dizaine de jours, les membres de cinq sociétés digynes. On fait passer chacun d'eux α en digynie, puis on les réunit à nouveau en notant les rapports qui s'établissent alors (tableau XXII).

Tableau XXII. — Influence d'une séparation temporaire sur la stabilité d'une hiérarchie

CPo	*Au*	3	2,2	2,8	0,1	3
	Al	1,4	1	3,4	1,3	4,5
Di		*Al*	*Al*	*Al*	*Au*	*Al*
S		9 j.	11 j.	13 j.	11 j.	9 j.
d		1,6	1,2	−0,6	−1,2	−1,5
Do	*Au*			+	+	
	Al	+	+			+

Légende :

CPo : Cadence journalière de Ponte, établie sur les 5 jours qui précèdent la réassociation. — *Au* : Autochtone, c'est-à-dire Guêpe sur le nid de laquelle se fait la réunion. — *Al* : Allochtone, c'est-à-dire Guêpe introduite sur le Guêpier étranger. — *d* : Différence entre les cadences de ponte (*cf.* tableau XIX); on pose : $d = c\,Au - c\,Al$. — *Di* : Guêpe dominante dans la société initiale. — *S* : Durée de la séparation (en jours). — *Do* : Dominance; le signe + indique la Guêpe qui prend le rang α lors de la réassociation.

Les membres de 5 sociétés digynes sont séparés durant une dizaine de jours, pendant lesquels ils sont tous α en digynie; on reforme ensuite les groupements précédents. Le tableau montre que la hiérarchie initiale reparaît dans la majorité des cas (4 sur 5).

La comparaison avec le tableau XIX montre que la hiérarchie qui apparaît lors de la réassociation, n'est pas liée aux conditions actuelles; ainsi, par exemple, une Guêpe allochtone peut dominer une autochtone plus féconde qu'elle même.

Dans quatre cas sur cinq, les Guêpes ont repris leur rang précédent. La comparaison avec le tableau XIX montre que la hiérarchie qui apparaît n'est pas déterminée par les conditions actuelles de l'asso-

ciation, notamment en ce qui concerne le territoire; même quand elle est *allochtone,* l'ancienne α tend à reprendre son rang.

Dans la nature, cette stabilité assure le maintien des rapports même si le sujet α s'absente plusieurs jours.

7° *Interventions expérimentales.*

A diverses reprises on a essayé d'orienter le sens des rapports sociaux; dans l'ensemble les résultats ne paraissent pas nets.

Plusieurs agents furent éprouvés.

*1° **Froid.*** — Dans des sociétés digynes, on a ralenti par le froid le métabolisme des sujets α en les plaçant 16 heures par jour dans une enceinte à 8° C (Gervet, 1956); en aucun cas nous n'avons observé d'altération qualitative dans les rapports de dominance.

Quand on a réuni deux sujets dont l'un avait été engourdi par le froid, on a remarqué que si, pendant la phase de récupération, celui-ci adoptait sans combat une attitude de soumission, il n'y avait cependant pas, dans ces conditions, fixation d'une hiérarchie stable. Aussitôt remis, le sujet « subordonné » partait à l'attaque, comme s'il rencontrait sa compagne pour la première fois.

Ainsi, tant qu'une femelle n'ouvre pas spontanément des contacts avec sa compagne, l'action de cette dernière ne crée pas les conditions exigées pour la formation d'une hiérarchie.

*2° **Interventions durant le contact.*** — A plusieurs reprises, on a essayé d'influencer l'issue d'un combat en intervenant pendant la rencontre (coups de baguette, projection d'eau, immobilisation de l'animal, etc.). Dans l'ensemble nous retirons l'impression que ces interventions furent sans effet. On n'observe qu'une inhibition générale et passagère, sans influence sur la dominance.

De même, les « punitions » infligées de façon répétée au sujet α durant les scènes de dominance n'ont jamais amené le moindre indice de changement dans son attitude.

*3° **Traitement des antennes par des solutions de potasse.*** — A l'occasion d'expériences sur les organes des sens, on a plongé durant quelques minutes les funicules dans des solutions de potasse diversement concentrées (5 %, 10 % et 20 %) afin de léser les organes récepteurs.

Selon sa sévérité, le traitement provoque une altération variable du comportement, mais en aucun cas nous n'avons observé une inversion de la hiérarchie. En face d'une étrangère, de plus, la Guêpe reste capable de livrer de violents combats et de prendre le rang α aussi bien que la position ω.

Ce traitement n'altère donc pas profondément la dominance.

4° Section de la chaîne nerveuse abdominale. — Lors de certaines expériences sur le mécanisme de la ponte (*cf.* chap. III), nous avons sectionné la chaîne nerveuse abdominale à divers niveaux.

Ces opérations n'eurent aucun effet apparent sur le rang occupé.

8° Cycle journalier d'activité.

On a vu (*cf.* Introduction) que l'activité d'une Guêpe ne se distribue pas uniformément au cours de la journée. En l'absence de larves, elle est maximale au cours des premières heures.

Nous n'avons pas constaté que le sens de la différenciation soit influencé par un décalage artificiel de l'activité chez les deux Guêpes.

9° Expérience du combat.

Selon Yoshikawa (1955), lors des combats contre une étrangère, les ouvrières âgées sont plus « expérimentées » et, partant, plus efficaces que leurs compagnes plus jeunes. Nous ne l'avons pas constaté.

Pour une fondatrice α, les antécédents ne semblent pas influencer l'issue de la rencontre. Un individu α dont on a changé fréquemment la compagne, et qui a dû livrer de nombreux combats, ne nous semble pas plus avantagé qu'un sujet α ayant toujours dominé la même Guêpe. Ceci n'exclut pas des phénomènes de facilitation.

10° Temps passé dans une position donnée.

Ce temps n'influence pas de façon claire les réactions d'une Guêpe envers les étrangères; un sujet qui n'est α que depuis peu, semble réagir avec la même violence qu'une Guêpe dominante depuis longtemps. Les phénomènes sont à peu près symétriques pour la subordonnée.

Il existe cependant, durant les premiers jours, une certaine consolidation des positions sociales (affermissement pour le α, affaiblissement pour le ω).

11° Intensité de la quête.

La possession du rang α s'accompagne d'une totale liberté de quête. En agissant sur l'intensité de la quête, on a cherché à influencer l'issue d'une rencontre, voire à modifier une hiérarchie déjà établie. Nos résultats furent toujours négatifs.

La faim accroît considérablement l'intensité de la quête; cependant, il ne semble pas que l'état de satiété ait une influence déterminante sur l'issue d'un combat de différenciation.

En affamant une subordonnée, on provoque une quête très intense à laquelle le sujet α ne répond pas toujours; à la limite, un sujet subordonné peut ainsi mourir de faim. Le développement intense de la quête chez le sujet ω n'entraîne pas une inversion de la hiérarchie.

12° Caste.

Dans un guêpier normal, contenant à la fois des ouvrières et des fondatrices en activité, le rang α est occupé par l'une de ces dernières. Expérimentalement, on peut néanmoins subordonner une fondatrice à une ouvrière, que ce soit en digynie ou en pliogynie.

De façon analogue, selon Free (1955), une ouvrière de Bourdon peut, à titre exceptionnel, dominer une Reine en activité; mais cette situation est instable et la Reine ne tarde pas à quitter la colonie. Pardi (1946) note qu'une ouvrière peut fréquemment dominer des fondatrices ayant rang d'auxiliaires; d'ordinaire, cependant, le rang α est occupé par une fondatrice.

Mais cette règle n'est pas absolue. Nous rapportons ci-dessous une de ses observations :

Il 6 Guigno 1945, sul nido 1, e avvenuto un fatto che mi è parso da prima assai singolare; l'operaia 1, tornata da fuori, si è rebellato improvisamente alla conduttrice e ha lottato con lei furiosamente; di li poco la 4 non è stata piu in grado di rispondere ed è fuggita. Rimessa sul nido appare nettamente dominata dalla operaia 1 (1).

13° Fécondation.

Le comportement dominant d'une Guêpe reste indépendant de sa fécondation; une fondatrice vierge manifeste à l'égard de ses compagnes un comportement normal. Au reste, aucune des fonctions reproductrices ne semble liée à la fécondation !

Par ailleurs, une jeune fondatrice-fille qui vient juste d'être fécondée est souvent attaquée par ses compagnes à son retour. Le phénomène est cependant fugace, ce qui suggère que l'hostilité est liée à une odeur laissée par le mâle.

(1) « Le 6 juin 1945, sur le nid 1, s'est produit un événement qui m'a tout d'abord paru très singulier; l'ouvrière 1, rentrant au nid, s'est rebellée tout à coup contre la conductrice 4 et l'a combattue avec fureur. Peu après la 4 ne fut plus en état de répondre et fuit. Remise sur le nid, elle apparut nettement dominée par l'ouvrière 1. »

14° Stylopisation.

La Guêpe parasitée par un Strepsiptère ne déclenche pas d'hostilité particulière chez ses compagnes; peu active, elle est fréquemment ignorée.

On sait que ce mode de parasitisme modifie profondément l'état physiologique de la femelle (Khalifa, 1953). Celle-ci peut toutefois s'intégrer à un guêpier, quoique de façon peu étroite, et toujours avec un rang subalterne mais pas nécessairement en position ω.

15° Sexe.

Les membres du guêpier (fondatrices ou ouvrières) montrent souvent une certaine hostilité envers les mâles qui séjournent au nid, mais on n'observe pas d'échelle de dominance bisexuée.

La femelle fustige violemment le mâle de ses antennes, et se montre agressive quelle que soit sa réponse. Le mâle se tapit alors contre le gâteau, dans une attitude évoquant la soumission. Ces réactions s'observent durablement et ne correspondent pas à la différenciation de comportements tout d'abord équivalents; le comportement agressif ne montre aucune ritualisation.

16° Espèce.

Nous avons donné à des *P. gallicus* L. des gâteaux de *P. nimpha* Christ. Les Guêpes élèvent normalement le couvain, mais, à l'apparition des imagos, on a noté une incompatibilité foncière entre les deux espèces. Malgré des rapports hiérarchiques de type habituel (♀ > ♀), les ouvrières harcelaient incessamment les fondatrices et les tuaient souvent; nous n'avons pu obtenir de guêpiers normaux dans ces conditions.

Ces expériences montrent que le parasitisme de type *Sulcopolistes* ne saurait se ramener à un simple phénomène de dominance.

Conclusions.

Deux familles de facteurs peuvent donc influencer le sens de la différenciation : les facteurs individuels et ceux qui dépendent du milieu. Tous ces facteurs n'ont pas la même efficacité :

— L'élément prépondérant est constitué par la position occupée par la Guêpe aussitôt avant la rencontre; il est exceptionnel qu'un individu ω domine une étrangère de position α.

Si les Guêpes ont déjà cohabité, leurs relations antérieures influencent largement la décision. On peut noter toutefois des inversions lorsque l'ancienne dominante est en position ω aussitôt avant la nouvelle rencontre.

— Les qualités intrinsèques de l'animal, jouent, dans les conditions normales, le rôle prépondérant. Leur importance explique les cas d' « usurpation » des nids, dans lesquels une étrangère domine le sujet α du guêpier malgré le handicap dû aux conditions du milieu.

— Enfin, divers éléments du milieu, et notamment du milieu social (compagnes, nid ...), influencent le sens de la différenciation quand les Guêpes ne sont pas de qualités trop différentes.

IV. — INVERSION DES RELATIONS DE DOMINANCE

Dans tout guêpier, selon Pardi (1946), le sujet α doit « maintenir sa suprématie ». S'il en devient incapable, on voit se développer une résistance chez l'individu ω. Les deux Guêpes présentent bientôt des comportements équivalents; un violent combat se déclenche alors et le sens des rapports sociaux s'inverse. L'ancienne dominante, devenue subordonnée, abandonne le nid. « *Intolleranza ed equivalenza fra le ♀♀ dello stesso nido si ha soltanto — e fugacemente — allorche la conduttrice non è piu capace di mantenere la supremanzia; allora essa è costretta a lottare con le altre ♀♀ ma, ben presto, viene eliminata della associazione* » (1). Cette incapacité serait liée à un affaiblissement du sujet : « *Talvolta ... la α se indebolisce per causa non facile a rivelarsi : la β, allora, e talvolta anche le altre, incominciano a tormentarla, dominandola, fino ad aliminarla dall' associazione* » (2).

L'auteur ne précise pas la raison de cet affaiblissement; toutefois, le déterminisme du comportement dominant lui paraît « probablement influencé par l'état des gonades »; il semble donc logique de relier à une variation de la physiologie ovarienne cette impuissance à maintenir durablement sa suprématie.

Pour étudier l'inversion de la hiérarchie, nous procéderons donc en deux étapes :

— On examinera tout d'abord l'effet, sur la hiérarchie sociale, de divers agents ayant modifié la physiologie ovarienne du sujet α.

— On relatera ensuite les cas d'inversion effectivement observés et nous essaierons de les interpréter.

(1) « Une intolérance et une équivalence entre les ♀♀ d'un même nid s'obtiennent seulement — et de façon fugace — quand la conductrice n'est plus capable de maintenir sa suprématie; elle est alors contrainte à lutter avec les autres ♀♀ mais, bien vite, est éliminée de l'association. »

(2) « Parfois... l'α s'affaiblit, pour une raison difficile à discerner : la β alors, et parfois quelques autres, commencent à la tourmenter, à la dominer, jusqu'à son élimination de la société. »

1° Effet de changements dans l'activité ovarienne de l'individu α.

L'activité ovarienne peut être modifiée par divers processus; nous en examinerons trois.

*1° **Vieillissement.*** — Un sujet α peut devenir stérile par usure physiologique, alors que sa compagne subordonnée garde une cadence de ponte relativement importante. Cette discordance entre les rangs et les valeurs relatives de la ponte n'entraîne aucune inversion de la hiérarchie tant que le milieu social n'est pas modifié.

*2° **Ralentissement par le froid.*** — Dans six sociétés digynes, on a modifié la physiologie et le comportement de l'individu dominant en le faisant séjourner 16 heures par jour dans une enceinte à 8° C (Gervet, 1956).

L'expérience, poursuivie plus d'un mois, n'a entraîné aucune inversion des rangs; la fréquence des scènes de dominance s'est souvent trouvée réduite, mais en aucun cas la dominante n'a été « contrainte à lutter contre les autres femelles » pour conserver son rang.

3° ***Ovariectomie.*** — Dans les limites de l'expérience, la suppression quasi totale des ovarioles de la dominante n'a pas modifié la hiérarchie de façon visible *(cf. supra)*.

Conclusions. — Ainsi, selon nos résultats, la chute, parfois radicale, de l'activité ovarienne chez le sujet α n'entraîne, par elle-même, ni lutte ni inversion des rapports sociaux (1).

Tant que le milieu n'est pas modifié, deux animaux maintenus constamment en présence tendent à conserver durablement leurs positions sociales respectives.

2° Cas d'inversion des rangs.

A diverses reprises, on a vu s'inverser le sens des rapports sociaux entre deux Guêpes déterminées; plusieurs cas doivent être distingués.

*1° **Inversion « spontanée ».*** — Nous n'avons fait qu'une seule observation — très particulière — d'inversion apparemment « spontanée », c'est-à-dire que n'accompagne aucune modification apparente du

(1) C'est la raison de notre dispositif expérimental. En bloquant le nid à un stade déterminé, on met la Guêpe à l'abri de toute modification majeure du milieu extérieur. Parallèlement, la situation sociale reste inchangée. On peut alors étudier les phénomènes à l'abri des facteurs parasites.

milieu. Signalons que, contrairement aux affirmations de Pardi, cette inversion ne fut annoncée par aucune lutte, ni aucun développement de l'agressivité chez la subordonnée.

2° ***Inversion à l'occasion de modifications expérimentales.*** — Un changement de nid peut constituer le *prétexte* qui déclenche une inversion des rangs : un sujet α, ayant généralement cessé de pondre, se soumet sans grande résistance à son ancienne subordonnée, dès que les deux Guêpes sont introduites sur le nouveau nid. Cette inversion, brutale, n'est précédée d'aucune « lutte pour la position α ».

Normalement, l'arrivée d'étrangères dans le guêpier ne modifie pas le sens des rapports dans la population; toutefois, le sujet α peut aussi rétrograder de plusieurs rangs (en particulier s'il s'agit d'une Guêpe de type « à incompatibilité »).

A l'apparition des ouvrières, la stabilité des rapports sociaux est parfois remise en question : on peut observer des combats, des expulsions, etc. — Selon Pardi (1942 et *seq.*), le sujet α élimine d'ordinaire toutes les autres fondatrices. Cette expulsion ne nous semble pas constituer la règle.

Conclusions. — En milieu stable, les modifications physiologiques qui peuvent affecter les sujets ne se traduisent pas par une remise en question des rangs.

Toutefois, l'état réactionnel des sujets peut varier considérablement bien que l'observation du rituel de contact ne permette pas de le déceler. Des potentialités latentes à la suprématie peuvent se développer diversement chez les subordonnées; pour s'exprimer, elles exigent cependant la présence d'un facteur nouveau qui change, pour l'animal, la situation sociale; la modification de la hiérarchie ne résulterait pas, comme le suggère Pardi, d'une lutte soutenue ayant abouti à la défaite de l'ancienne dominante. Elle se détermine au cours d'une scène unique, qui ne prend pas forcément la forme d'un combat. L'ancien individu α ne succombe donc pas au harcèlement d'une subordonnée qui « lutte pour la position α »; l'intolérance apparue chez celle-ci exprime davantage un changement d'attitude qu'une cause amenant une usure progressive du pouvoir dominant chez le sujet α.

Il est probable que la discordance entre nos observations et celles de Pardi tiennent, pour une grande part, au fait que cet auteur travaillait dans la nature, sur un nid en évolution; au contraire, nos recherches au laboratoire portent sur des guêpiers que l'on s'efforce de maintenir stables.

V. — ESSAI D'ANALYSE DES RELATIONS SOCIALES

Dans une population polygyne, les relations sociales prennent la forme du *rituel de contact*. Celui-ci aboutit obligatoirement à l'établissement d'une hiérarchie sociale. Du point de vue descriptif les phénomènes se classent parmi ceux pour lesquels Allee a développé le concept de dominance sociale.

L'observation permet de discerner trois étapes :

a) Quand on réunit deux Guêpes qui ne se sont pas encore rencontrées, le contact prend en général la forme d'un combat.

b) Dans un second temps, les comportements de relations entre Guêpes se différencient brusquement : il y a apparition de rangs. C'est l'*établissement de la hiérarchie sociale.*

c) Par la suite, les relations prennent un aspect stéréotypé. Chaque rencontre donne lieu aux mêmes réactions qui forment la *scène de dominance.*

1° Le combat de différenciation.

Dans son déroulement, on distinguera trois phases :

a) Les deux animaux se dirigent vivement l'un vers l'autre : c'est *l'approche orientée.*

b) Arrivés face à face, ils s'arrêtent et exécutent de rapides manœuvres antennaires et mandibulaires qui constituent la *prise de contact.*

c) Si cette prise de contact n'entraîne pas à brève échéance la soumission de l'une des Guêpes, une violente agressivité se déclenche, provoquant la *bagarre,* caractérisée par l'enlacement et les tentatives de piqûres.

*1° **L'approche orientée.*** — Quand une Guêpe α perçoit une Guêpe étrangère, à distance ou au contact immédiat, elle se précipite spontanément vers elle. Les réactions d'une Guêpe sans compagne diffèrent peu; celles d'une subordonnée sont moins violentes.

*2° **La prise de contact.*** — Si l'approche orientée ne dépend pas visiblement du comportement de l'étrangère, il n'en est pas de même quand les animaux sont au contact immédiat.

En abordant sa nouvelle compagne, chaque Guêpe exécute tout d'abord des gestes évoquant les manœuvres de type actif : c'est l'*ouverture.* Puis ses mouvements s'accélèrent et deviennent très vifs.

Son comportement ultérieur est fonction des réactions de l'antagoniste. Sauf si l'une des Guêpes prend l'attitude complémentaire (soumission), la suite du contact dégénère en *bagarre*.

La vivacité des réactions (= *irritation*) dépend avant tout de la rapidité avec laquelle la Guêpe antagoniste se soumet (1), plutôt que de l'intensité de ses propres manifestations; ainsi une Guêpe empêchée de répondre aux ouvertures irrite considérablement la dominante.

En l'absence persistante de réactions complémentaires, la bagarre devient inévitable.

3° La « bagarre ». — La « *bagarre* » résulte d'une irritation croissante amenée par l'absence de réactions complémentaires.

A ce stade, la rencontre prend un aspect confus. L'observation précise devient difficile à cause de la rapidité des gestes.

Conclusions. — La rencontre de deux sujets de même rang entraîne un *combat de différenciation*, parfois réduit à ses phases initiales. La soumission de l'un des sujets commande étroitement la fin des combats et la formation d'une hiérarchie. Dans le cas contraire, les « bagarres » ne peuvent que se multiplier et s'intensifier, parfois jusqu'à la mort, ou à l'expulsion de l'une des Guêpes.

2° Différenciation des rangs.

Sur le plan de l'observation immédiate, elle consiste en la subordination d'une Guêpe. On pourrait regarder la subordination :

- - soit comme une conséquence banale du combat (effet de punition);

— soit comme le résultat d'une stimulation spécifique portée par la Guêpe antagoniste et agissant à la manière d'un *déclencheur social* (Tinbergen, 1948; *cf.* Auslöser de Lorenz).

Ces deux explications nous paraissent insuffisantes.

A. — PUNITION

Chez les Vertébrés, on a généralement relié la subordination à une influence punitive et, notamment, à la perte d'un combat.

L'idée d'une punition assurant un dressage est peu satisfaisante au point de vue théorique, car elle fait appel à un principe de *douleur* qui semble rarement modifier qualitativement le comportement d'un Insecte; ainsi, selon Grassé (1956), « on a souvent fait remarquer que les Insectes semblent peu sensibles à la douleur », c'est-à-dire que les

(1) On exclut ici les cas où l'hostilité est d'un autre ordre; ainsi des réactions hostiles peuvent être déclenchées par une jeune Guêpe qui vient d'être fécondée, une femelle imprégnée d'odeur « *abortive* » (Deleurance, 1957), etc.

sensations que nous supposons douloureuses (= *nociceptives*) modifient peu leur comportement.

Nous n'avons pu, actuellement, mettre en évidence aucun élément assimilable à un facteur punitif.

B. — ACTION D'UN DÉCLENCHEUR SOCIAL

La soumission serait une réponse immédiate à un *déclencheur social* (= évocateur) (1) perçu à l'occasion d'une rencontre, qu'il y ait combat ou non.

En fait, le contact étroit au cours d'un combat (parfois réduit à ses séquences initiales) est nécessaire à la différenciation. Ainsi, la rencontre de deux Guêpes intolérantes à travers un grillage à larges mailles (2 mm) déclenche de vives manœuvres évoquant la *prise de contact*, voire une forte agressivité; mais jamais nous n'avons observé de différenciation dans ces conditions. Quand on réunit ensuite les sujets, on constate que leurs réactions sont apparemment celles de Guêpes qui sont restées étrangères.

La différenciation exige un nombre variable de combats et peut intervenir à un stade quelconque. L'observation et une expérimentation sommaire ne permettent pas de déceler une attitude ou une situation précise en rapport avec la soumission.

Une observation attentive permet parfois de prévoir le sens de la hiérarchie avant son établissement; la subordination est parfois précédée par une modification progressive (quoique rapide) du comportement (en particulier agressivité moins forte) que l'on peut supposer liée au combat. S'il y a un déclencheur social, la Guêpe aurait besoin, pour y répondre, d'être sensibilisée par le combat.

Même sous cette forme, la mise en jeu d'un déclencheur social se heurte à certaines objections.

— La soumission constitue une réponse banale à un grand nombre de stimulations; elle est généralement peu spécifique.

— La soumission n'apparaît jamais simultanément chez les deux antagonistes; les Guêpes étant sensibilisées par les combats antérieurs, il devrait cependant arriver qu'elles perçoivent simultanément le déclencheur social.

— On a vu que le traitement des antennes par une solution de potasse peut affecter fortement les réactions à diverses stimulations. Or il n'empêche ni la différenciation ni la réalisation ultérieure des scènes de dominance.

— Un combat non suivi de différenciation peut influencer les rencontres ultérieures. A la rencontre suivante, l'une des Guêpes se soumet

(1) « Un déclencheur social (social releaser) ... est un dispositif spécialement adapté au déclenchement d'une réponse chez des individus de la même espèce. Les mécanismes de déclenchement des réponses... paraissent être innés dans la plupart des cas » (TINBERGEN, 1953).

« spontanément » avant toute manœuvre perceptible de sa compagne. Si le souvenir du combat agit lors des contacts ultérieurs, il est logique d'admettre un certain effet cumulatif des diverses rencontres; cette conclusion est difficilement compatible avec l'hypothèse de la perception d'un déclencheur quand l'animal est sensibilisé par le combat.

— Une Guêpe engourdie par le froid, ou en train de pondre, peut réagir aux ouvertures de sa compagne; mais, on l'a vu, tant qu'elle n'ouvre pas spontanément des contacts les rapports ne peuvent prendre leur forme définitive.

En résumé, nous n'avons pu reconnaître avec certitude l'existence d'un déclencheur social.

C. — DISCUSSION ET SYNTHÈSE

*1° **Rappel des faits.*** — Les points que nous considérons comme acquis sont les suivants :

— La différenciation des sujets en dominant et subordonné est une nécessité éthologique.

— Elle exige un étroit contact entre les sujets.

— On ne peut dégager une particularité saillante dans les manœuvres qui provoquent la subordination; elles ne paraissent pas se distinguer de celles qui ont amené une « *bagarre* » lors des rencontres précédentes.

— La soumission est subite et sa forme d'emblée parfaite. Cependant, l'observation attentive décèle parfois une certaine variation progressive dans l'allure du comportement avant la soumission. De plus, elle subit l'influence des cycles quotidiens; il peut y avoir une reprise de l'intolérance le lendemain du virage.

— La différenciation des positions sociales comporte deux phénomènes :

Une modification progressive de l'un des sujets, liée au combat. La Guêpe entre dans un état réactionnel nouveau, et répond dès lors par la soumission aux ouvertures de sa compagne. Cet état réactionnel caractérise la subordonnée.

Une réponse immédiate (la soumission) auxdites ouvertures.

*2° **Analyse et discussion.*** — a) *Caractères des réactions.* — Le déterminisme de la subordination est lié à la qualité *ambivalente* de la situation constituée par les ouvertures de la Guêpe antagoniste. Le même contact (apparemment) peut provoquer deux réactions opposées : le développement de l'hostilité jusqu'à la « *bagarre* » ou la soumission. La mise en subordination, passage d'une réponse à l'autre, reflète donc un changement de l'état réactionnel.

Ce changement n'est pas indépendant de la durée du combat; en interrompant celui-ci systématiquement dès son engagement, on retarde notablement le moment de la subordination.

b) *Nature du déterminisme.* — Actuellement, nous concevons le déterminisme de la façon suivante : l'évocation intense et répétée de l'hostilité modifie à la longue la réactivité de l'animal en provoquant une élévation du seuil correspondant (*cf.* Thompson, 1960) ; la même situation stimulante ne suffit plus à déclencher l'hostilité.

L'ambivalence de la situation stimulante entraîne alors l'autre terme de l'alternative, c'est-à-dire la *soumission.* Celle-ci met fin aux hostilités. Cette réaction est fixée d'emblée (cas général chez l'Insecte), ce qui n'exclut pas la possibilité de renforcements. Par la suite elle apparaît, dans sa forme stéréotypée, à chaque rencontre.

On sait qu'à la suite de nombreuses stimulations, surtout violentes (coups, éclairage brusque, etc.), il peut apparaître une réponse identique — pour l'observateur — à la soumission.

On pourrait illustrer le schéma proposé en faisant appel à la notion de *rétroaction* (en anglais *feed back*).

Avant la différenciation, le système réactionnel de chaque sujet évoque une *rétroaction positive* (1) puisque les démonstrations hostiles augmentent la réactivité et, partant, l'intensité de ces mêmes démonstrations. On conçoit que ce stade ne puisse être qu'instable.

Après la différenciation, au contraire, le système réactionnel évoque une *rétroaction négative :* l'ouverture déclenche la soumission qui met fin à la rencontre.

En face d'une situation S, le système réacteur R peut donner deux réponses r_1 et r_2. La réponse r_1, apparue d'abord, accroît la valeur stimulante de S (rétroaction positive) ; la réponse r_2, au contraire, diminue cette valeur (rétroaction négative). Le remplacement de r_1 par r_2 correspond à un changement du signe de la rétroaction ; il se traduit donc par le passage d'un état d'instabilité à un état de stabilité.

Ce passage est rendu possible par l'augmentation de la résistance propre du circuit r_1, à la suite de son utilisation intense et répétée (intensité et répétition étant liés au signe de la rétroaction).

La stabilité ultérieure de la réponse r_2 est liée au signe de la rétroaction correspondante (*cf.* Ashby, 1951).

Conclusions. — Selon nous, l'acquisition d'une position subordonnée résulte d'une modification progressive de l'état réactionnel qui aboutit à un changement qualitatif de la réponse à une situation stimulante ambivalente. Des deux réponses, termes de l'alternative devant laquelle l'animal se trouve, la première disparaît rapidement par élévation du seuil correspondant ; la deuxième apparaît alors et se fixe.

3° Persistance de l'état subordonné. — Une fois établis, on l'a vu, les rapports de dominance sont stables ; à chaque contact, désormais, la subordonnée se soumet.

Un changement dans la hiérarchie n'est possible qu'à l'occasion d'une

(1) Une rétroaction est positive « si les connexions sont telles que l'activité d'un effecteur accroisse l'activité du récepteur, qui, à son tour, accroît encore davantage l'activité de l'effecteur..., le résultat est... généralement l'instabilité » (W. G. Walter, 1951). Cette instabilité aboutit souvent à l'emballement du système et à une panne ; « la rétroaction est négative quand l'activité de l'effecteur conduit à une stimulation moindre du récepteur » (W. G. Walter, 1951).

nouvelle lutte : ce qu'un combat a créé, seul un combat peut le défaire.

Chez la subordonnée, la soumission est également déclenchée par diverses stimulations (odeur, vibrations, etc.) provenant de la compagne et perçues soit au contact immédiat, soit à distance; il y a donc généralisation dans la réaction.

On note également une facilitation dans la réponse de la subordonnée; elle se soumet en général sans combat à des individus étrangers de positions sociales plus élevées. La Guêpe détecte cependant le changement de compagne : elle peut même résister, voire engager un léger combat avant de se soumettre.

Enfin la situation générale, dans son ensemble, participe à l'entretien du phénomène; un changement de milieu peut retentir sur les réactions de la subordonnée.

Il faut souligner combien l'acquisition est stable puisque, si la situation reste expérimentalement figée, la dominante peut être réduite au rôle de simple figurante sans que les rapports sociaux montrent la moindre altération.

Par contre, toute modification importante de la situation peut être à l'origine d'une altération du climat social : soumission moins rapide, résistance, voire révolte. On n'observe cependant d'inversion des rapports qu'en cas de changements profonds.

Les divers éléments du milieu ont une importance inégale; les facteurs portés par l'individu sont prépondérants. Parmi les autres, l'apparition de la descendance imaginale et du couvain abortif se distinguent plus particulièrement.

Conclusions.

— Chez *Polistes gallicus* L., toute rencontre entre deux sujets donne lieu à des comportements stéréotypés complémentaires; l'un d'eux est de type *dominant*, l'autre de type *subordonné*.

— La différenciation des sujets résulte d'un combat; elle est brutale et pratiquement irréversible si le milieu ne change pas (acquisition du type *empreinte*). Sa stabilité, notamment, n'est corrélative ni de l'intensité, ni de la fréquence des scènes de dominance (*contra* Pardi).

— Toute population s'organise globalement selon une hiérarchie de dominance (de type *Peck right*), normalement linéaire, à l'intérieur de laquelle les individus sont fondamentalement associés selon un mode binaire.

— Une femelle contactée de façon rituelle réagit soit par l'hostilité, soit par la soumission; la complémentarité des comportements est une condition nécessaire — mais non suffisante — pour que deux Guêpes puissent cohabiter.

— Lors des ouvertures, la subordonnée conserve une certaine liberté de manœuvre : la soumission peut s'exprimer d'une manière plus ou moins explicite. En particulier, si l'animal travaille, sa réponse est

généralement très faible, ce qui peut déclencher une réaction hostile.

— Le comportement dit de « *soumission* » est une réaction très générale à de nombreuses stimulations, surtout violentes. Mais, dans le cas des rapports sociaux, elle s'inscrit dans un rituel de rencontre qui lui donne un caractère d'originalité.

— L'apparition d'une hiérarchie entre deux Guêpes ayant originellement des réactions non complémentaires s'inscrit parmi les phénomènes de *régulation sociale* (Grassé, 1952).

— Après la différenciation, on note une généralisation et une facilitation dans les réponses de la subordonnée.

— La subordination affecte profondément l'état réactionnel du sujet ω. La compagne ne constitue pas seulement une source particulière de stimulations déclenchant des réponses immédiates; par son influence elle modifie également, de façon quantitative et qualitative, la valeur significative de nombreuses situations stimulantes.

Appendice.

COMPARAISON AVEC LES PHÉNOMÈNES OBSERVÉS CHEZ LES VERTÉBRÉS. FORME ORIGINALE DE LA DOMINANCE CHEZ LE POLISTE

Dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L., un phénomène de dominance règle les relations entre individus, comme chez de nombreux Vertébrés : Oiseaux (Poule, Pigeon, Perruche, Faisan, Canari, Corbeau, Pinson, Mésange, Coq de bruyère, etc.), Mammifères (Chien, Chat, Loup, Babouin, Vache, Chèvre, Cerf, Buffle, etc.), Poissons (*Platypœcilus, Mustelus, Xiphophorus, Hemichromis, Phoxinus,* etc.) et peut être Reptiles (*Anolis* et *Cnemidophorus* notamment), voire Batraciens (*Xenopus*).

La grande différence de niveau biologique entre Hyménoptères et Vertébrés n'exclut pas des mécanismes communs. Nous examinerons d'abord les ressemblances et ensuite les différences constatées.

1° ***Ressemblances.*** — Les ressemblances sont surtout du domaine de l'observation. Des facteurs de nature analogue influenceraient la formation de la hiérarchie dans les deux cas.

— Dans les deux groupes, une série d'attitudes complémentaires se différencient par l'intermédiaire d'un combat (en partie ritualisé) parfois réduit à ses phases initiales. Ces caractères, d'ordre descriptif et analogique, définissent la nature du phénomène.

— Après la fixation des positions sociales, la soumission répond à des stimulations très variées. Pour le Poliste, celles-ci vont de l'intense fustigation antennaire à la simple approche de l'individu α. De même chez les Oiseaux, selon Grassé (1950), on distingue « des degrés dans la stimulation : bataille avec coups de bec, de griffes, de battements d'ailes, etc., coups de bec seuls ou associés à un cri, attitude menaçante, simple présence ». La soumission n'est pas liée à des démonstrations uniformes.

— Dans les groupes de Vertébrés, et notamment chez la Poule domestique, le sens de la hiérarchie est influencé, comme chez la Guêpe, par les rencontres précédentes (1) (Banks, 1956), le rang précédemment occupé (Diebschlag, 1940; chez le

(1) Selon Schjelderup-Ebbe (1938), cependant, deux Poules sont incapables de se reconnaître après deux semaines de séparation.

Pigeon), le territoire (Masure et Allee, 1934). Des facteurs de nature analogue influencent le comportement dominant chez le Poliste et chez la Poule domestique.

— Pareillement, des relations sociales de type circulaire peuvent exister chez la Poule domestique et rester stables durant plus de deux mois (Masure et Allee, 1934) (1).

2° ***Différences.*** — Entre deux femelles de Poliste, la différenciation est subite et durable; une étrangère introduite dans un groupe y prend d'emblée son rang définitif. Il n'en est pas toujours ainsi chez les Oiseaux; selon Grassé (1950) « *l'étranger qui pénètre dans un groupe social... occupe tout d'abord le plus bas degré de l'échelle..., mais cette position, par la suite, peut s'améliorer* ». Cette amélioration implique un certain nombre d'inversions dans les rapports sociaux.

— Dans les groupes d'Oiseaux, en effet, « *la hiérarchie sociale n'est pas invariable. Elle se maintient stable assez longtemps dans les bandes de poulettes..., mais elle l'est beaucoup moins dans les bandes de coqs..., qui se révoltent souvent contre leurs dominateurs* » (Grassé, 1950); la fréquence des révoltes augmente fortement avec le nombre des sujets (Guhl, 1953). Chez le Poliste, au contraire, les inversions restent rares; en outre, elles ne résultent pas d'attaques répétées contre le supérieur. Un changement de situation sert de prétexte à la dissolution des rapports antérieurs; de nouvelles relations s'établissent alors en fonction de l'état actuel des Guêpes. On observe une remise à zéro et une organisation *de novo* des rapports sociaux plus que le développement progressif d'une hostilité.

— Le sens des rapports sociaux entre deux Oiseaux est activement maintenu par le dominant qui doit « défendre » sa position. Rien de tel chez la Guêpe où l'observation ne décèle aucune tension sociale suggérant la remise en question des rapports de dominance.

— Les scènes de dominance ont donc un rôle essentiel chez l'Oiseau; elles contribuent à la stabilité des rapports, chacune confirmant l'animal dans son rang. Chez le Poliste, au contraire, on n'a pu mettre ni leur fréquence ni leur intensité en rapport étroit avec le maintien de la hiérarchie. Les scènes prennent l'apparence d'activités *superfétatoires.*

— Parallèlement, on n'a jamais cité chez les Vertébrés de situation où le dominant fuit durablement son propre subordonné.

— Dans un groupe d'Oiseaux, il est assez facile de modifier une échelle de dominance par voie physiologique (castration, injection de propionate de testostérone) voire éthologique (déguisement, *cf.* Guhl et Portmann, 1953; association temporaire avec un autre sujet, *cf.* Diebschlag, 1941). Il n'en va pas de même chez le Poliste.

Conclusions. — La dominance sociale chez *Polistes* ne constitue pas une réplique pure et simple de celle que l'on observe dans diverses sociétés de Vertébrés (Oiseaux notamment); elle se présente sous une forme originale.

Les différences portent surtout sur la rapidité et la relative irréversibilité de la prise de rangs; une fois apparues, les positions sociales ne sont plus remises en cause. En outre, on doit souligner, dans la société de Poliste, une indépendance plus grande entre le comportement et la physiologie des gonades.

Ces différences tiendraient avant tout aux caractères propres du comportement de l'Insecte.

(1) De même, Schein et Fohrman (1955), grâce à l'effet persistant des rencontres précédentes, ont pu organiser à volonté des relations de type circulaire au sein d'un troupeau de Vaches.

CHAPITRE VI

ROLE DES FACTEURS INDIRECTS

I. — PERSISTANCE DE L'ŒUF PONDU

On a vu qu'en polygynie les œufs pondus par les différentes Guêpes n'ont pas la même destinée : seuls subsistent ceux de l'individu α, les autres sont détruits par *oophagie différentielle.*

L'établissement d'un monopole dans l'oophagie précède l'apparition de la monogynie fonctionnelle. On doit donc se demander si la destruction systématique de ses œufs n'est pas à l'origine du fléchissement de la ponte observé chez le sujet subordonné. Deux actions possibles ont été envisagées :

a) *Action stimulante de l'œuf sur la ponte.* — L'élimination des œufs réglerait la monogynie fonctionnelle. Nous n'avons pu déceler un tel processus. Que l'on détruise systématiquement les œufs de la pondeuse principale (avant même la phase *Ipa*ω) ou que l'on protège ceux de l'auxiliaire, l'évolution des pontes ne révèle aucune modification.

b) *Action déprimante de la suppression de l'œuf sur la ponte (frustration).* — Les expériences précédentes (*cf.* également Gervet, 1956) montrent qu'un phénomène de frustration ne contrôle pas la ponte.

On doit conclure que la ponte de l'auxiliaire n'est pas visiblement affectée par la destinée de ses œufs.

II. — PRÉSENCE AU NID

Selon Pardi, la réduction du temps passé au nid par les auxiliaires constitue l'un des facteurs de la monogynie fonctionnelle (par soustraction de la subordonnée aux stimuli excitateurs du nid et du couvain).

De fait, il est rationnel d'admettre que sa présence au nid rend l'animal capable de réagir aussitôt à toute stimulation qui favorise la ponte. Cela n'implique pourtant pas que le facteur *temps* ait une action décisive, car ce sont les *cycles de motivation* qui conditionnent l'activité — et donc la réactivité — de l'animal. En dehors de ces cycles, ces stimulations demeurent sans effet.

En outre, si l'on note souvent que la pondeuse principale passe la plus grande partie de son temps sur le nid, la situation inverse s'observe également : de loin la plus active de la société (*cf.* DELEURANCE, 1957), cette Guêpe assure la majeure partie du travail à l'extérieur. Les pondeuses principales casanières nous semblent être généralement des individus à comportement reproducteur incomplet : leur persistance à demeurer au nid n'est qu'une conséquence de cette particularité, qui pourrait d'ailleurs être acquise (nous n'en avons cependant aucune preuve).

Il est certain, en tout cas, que l'on peut réduire au strict minimum (c'est-à-dire au temps pris par la femelle pour pondre ses œufs) le séjour au nid de la pondeuse principale, sans observer une modification de sa ponte, non plus que celle de l'auxiliaire.

En définitive, nous pensons que le maintien au nid de la pondeuse principale est peut-être un effet, mais ne saurait constituer la cause de sa spécialisation dans la ponte. Cette particularité ne représente pas le facteur décisif de la régulation monogynique.

III. — CASTRATION PAR LE TRAVAIL

PARDI invoque la castration par le travail, comme facteur accessoire de la différenciation monogynique. L'exécution par l'auxiliaire de toutes les « basses » besognes sociales concourrait à la régression de ses ovaires.

Cette vue théorique n'est pas confirmée par l'observation; l'influence du travail sur les ovaires reste à démontrer. Ni DELEURANCE (1957), ni nous-même, n'avons recueilli de données permettant de supposer que le travail exerce, chez le Poliste, une action stérilisante. Ainsi, lors d'expériences sur le ralentissement du métabolisme par le froid (GERVET, 1956), nous n'avons pu noter de corrélation entre le travail fourni et la fécondité chez des auxiliaires dont les compagnes participaient très inégalement au travail social.

Nous pensons donc pouvoir exclure l'action stérilisante du travail comme facteur de la régulation monogynique.

IV. — FACTEURS NUTRICIAUX

Une castration d'origine trophique a souvent été invoquée pour expliquer la stérilité des ouvrières dans les sociétés d'Hyménoptères (*cf. castration nutriciale,* pour MARCHAL, 1896), PARDI, notamment, reprend à son compte cette hypothèse dans le cas des sociétés polygynes.

Cette idée — simple inférence logique — n'a pratiquement pas été soumise à l'expérimentation. Dans le cas qui nous occupe, la rapidité de la différenciation monogynique exclut toute intervention de la quan-

tité de nourriture absorbée; on doit cependant rechercher si des effets secondaires ne peuvent pas apparaître après la différenciation. Dans l'ensemble, nos observations ne plaident pas en faveur de ces effets.

Ainsi, la « fonction de nourrice » peut être assumée par la pondeuse principale (*contra* MARCHAL). Bien plus, on constate souvent, chez les auxiliaires, une reprise de la ponte en présence de couvain âgé (*cf.* chap. I), alors que cette ponte cesse en l'absence de larves.

A la castration nutriciale des auxiliaires et ouvrières, on a opposé l'avantage trophique de la Reine. PARDI attribue la forte ponte de l'individu α à une suralimentation due aux apports trophallactiques des autres membres de la société. A l'inverse, ceux-ci, abandonnant une partie de leur nourriture, subissent un désavantage trophique qui abaisse leur fécondité.

En fait, si on nourrit « à satiété » une auxiliaire en lui présentant fréquemment des proies, sa fécondité — non plus que celle de sa compagne — n'en est aucunement modifiée. On a vu d'ailleurs (*cf.* chap. I) qu'un jeûne lipoprotidique rigoureux retentit à peu près simultanément — et d'ailleurs avec un retard important — sur la ponte des deux Guêpes.

On rappelle enfin, qu'un changement dans le nombre ou les qualités propres des subordonnées (et donc dans l'intensité de l'avantage trophique supposé) ne retentit pas sur la ponte journalière de l'individu α (*cf.* chap. I).

Ces divers résultats nous conduisent à considérer comme douteuse l'intervention dans la régulation monogynique de la quantité de nourriture absorbée par les divers sujets.

Nos résultats ne semblent pas plus favorables à un rôle décisif, dans la régulation monogynique, d'un facteur qualitatif lié à la nourriture. Notamment, l'indifférence de la pondeuse principale à l'activité et même au nombre des auxiliaires, les modalités de l'effet du jeûne, la rapidité de l'action, l'influence du groupe sur les animaux à chaîne nerveuse sectionnée (*cf.* chap. III) sont difficilement explicables dans une telle interprétation.

V. — OOPHAGIE DIFFÉRENTIELLE

La différenciation des comportements oophagiques précède généralement celle des fécondités et lui est parallèle : seule la pondeuse principale conserve une oophagie différentielle bien développée. On doit donc rechercher la nature du lien qui unit ces deux phénomènes. En particulier, l'oophagie différentielle détermine-t-elle la monogynie fonctionnelle ?

L'oophagie différentielle ne saurait intervenir par ses conséquences sur la composition du couvain (*cf.* § *I*). On constate, en outre, que son

exercice n'entraîne aucune variation significative dans la ponte d'un sujet α. On peut même dissocier les sens de ces deux différenciations. L'oophagie n'interviendrait que par ses conséquences sur le nombre des cellules libres.

VI. — CELLULES LIBRES

La présence de cellules libres conditionne étroitement la ponte d'une fondatrice, mais leur influence ne se réduit pas à un facteur simple d'empêchement.

1° Mise en évidence du rôle des cellules libres.

Deleurance (1950) a montré qu'un excès de cellules libres incite l'auxiliaire d'une société digyne à reprendre sa ponte; cette expérience, jointe à l'ensemble de ses observations, lui suggère que les cellules libres jouent un rôle important dans la régulation monogynique.

Notre étude se déroulera en deux étapes :

1° Faits d'observation. — En cas de fondation digyne (polygynie primaire), les cellules libres sont rares, et la ponte reste faible. Par contre, quand deux fondatrices adoptent un nid vide, la monogynie fonctionnelle apparaît tardivement. L'observation suggère que cette différence est liée au nombre des cellules libres, plus élevé dans le second cas (*cf.* Gervet, 1956; notamment, comparer tableaux I et III).

Enfin, lorsque les Guêpes ont une activité bâtisseuse peu développée, la ponte du sujet α évoque celle d'une auxiliaire; ainsi, elle devient faible et irrégulière (voire cesse) dès que les cellules libres se raréfient.

2° Etude expérimentale. — Deux expériences complémentaires ont été réalisées :

a) On ralentit par le froid le métabolisme de la pondeuse principale (Gervet, 1956). Le fléchissement de sa fécondité entraîne un accroissement du nombre des alvéoles disponibles pour l'auxiliaire. On constate alors que celle-ci pond davantage.

b) Si on détruit systématiquement les œufs d'une pondeuse principale quelques minutes après leur ponte, l'auxiliaire dispose en permanence de cellules libres nombreuses. Comme dans l'expérience précédente, elle conserve alors une cadence de ponte appréciable. La différenciation monogynique est moins stricte que dans le cas normal.

La multiplication des cellules libres peut donc entraîner un accroissement du nombre des œufs pondus par l'auxiliaire. Ceci revient à constater que les cellules libres interviennent dans la différenciation des pontes.

2° *Analyse.*

A. — MODALITÉS DE L'INFLUENCE DES CELLULES LIBRES

Si le facteur *cellules libres* agit sur la ponte, on doit observer une relation entre leur nombre (1), relevé chaque matin, et celui des œufs pondus durant la journée.

*1° **Etude des faits.*** — Dans six sociétés digynes, une relation a été recherchée de la manière suivante : on calcule, pour chaque Guêpe, la moyenne des pontes journalières correspondant aux diverses valeurs du nombre de cellules *vides* observées au début de la journée (tableau XXIII). La dernière ligne du tableau XXIII donne les moyennes des valeurs individuelles pour les diverses classes.

La figure 8, dressée d'après ces moyennes, montre que, quelle que soit sa situation sociale, une Guêpe tend à pondre davantage, toutes choses égales d'ailleurs, quand elle dispose de cellules vides abondantes.

Les cadences journalières ont passé respectivement de 1,1 à 2,1 et de 0,4 à 1,7 selon le rang, quand le nombre des cellules vides au matin est passé de 0 à plus de 3.

La ponte du sujet α augmente rapidement quand le nombre des cellules vides passe de 1 à 3 et semble plafonner ensuite. Celle du subordonné augmente peu jusqu'à trois cellules; elle s'élève brusquement au-delà de ce chiffre.

*2° **Interprétation.*** — Schématiquement, on pourrait proposer le mécanisme suivant :

Quand les cellules libres sont rares, leur utilisation préférentielle par le sujet α devient presque exclusive. Dès lors, c'est sur la ponte de ce sujet que retentit une légère augmentation de leur nombre.

Quand les cellules libres sont abondantes, une variation dans leur nombre *peut* retentir sur la ponte du subordonné par l'intermédiaire du surplus d'alvéoles laissés vacants par sa compagne.

Nos observations suggèrent que, si le nombre de cellules libres augmente encore (devient nettement supérieur à la somme des pontes journalières des deux Guêpes), les deux femelles pondent librement et ne réagissent plus à sa variation.

Ce mécanisme rend compte des résultats (apparemment contradictoires) obtenus en monogynie par Morimoto (1954 *a* et *b*). Selon cet auteur, en effet, « le taux d'oviposition est indépendant du nombre des cellules vides ». Il appuie cette opinion sur l'absence de proportionnalité entre le nombre des cellules vides et celui des œufs pondus (Morimoto, 1954 *b*; *cf.*, notamment, tableau III). En fait,

(1) Le dénombrement précis des cellules *libres* étant impossible, c'est le nombre — généralement fort voisin — des cellules *vides* que l'on relève en réalité chaque matin.

Tableau XXIII. — Ponte et nombre des cellules libres en digynie

C. v.	0		1		2		3		>3	
♀ / Nid	α	ω	α	ω	α	ω	α	ω	α	ω
11 b_1							2,5	0,5	2,4	1,3
11 a_1	2,5	0	2	0	3	0	2,5	0,7	2	0,8
4 b_1	0,6	0,2	0,5	0,5	0,7	0				
10 b_1	1,2	0,3	0	0,5	2	1			2	3
13 b_2	0,7	0,7	2,5	1	2	1				
4 a_1	0,6	0,7	1,3	0,3						
M	1,1	0,4	1,3	0,5	1,9	0,5	2,5	0,6	2,1	1,7

Légende :

C. v. : Nombre de cellules vides au matin. On a groupé les jours où ce nombre dépasse 3. — ♀ : Position sociale de la Guêpe considérée (α ou ω). — M : Moyenne générale.

Dans chaque nid on relève, tous les jours, le nombre des cellules vides au matin et la ponte correspondante des diverses Guêpes.

Le tableau montre, pour chaque valeur de ce nombre, la valeur moyenne de la ponte journalière correspondante. La dernière ligne donne la moyenne des résultats individuels.

On voit qu'une multiplication des cellules libres retentit sur la ponte. L'accroissement est rapide pour le sujet α : la ponte double quand leur nombre passe de 0 à 3; au-delà elle varie peu.

L'auxiliaire, au contraire, réagit tout d'abord assez peu: les cellules libres sont presque toutes utilisées par sa compagne. Quand, toutefois, leur nombre augmente (devient supérieur à 3), certaines cellules restent disponibles pour la subordonnée; la ponte de celle-ci augmente alors rapidement.

dans l'expérience décrite par Morimoto, le nombre des cellules vides varie entre 7 et 17 (M = 12), alors que la ponte reste comprise entre 0,6 et 1,2 ω/j. Dès lors, le nombre des cellules libres ne saurait constituer un facteur limitant pour la ponte; il est donc normal que sa variation soit sans effet.

Il reste à expliquer le déterminisme de l'utilisation préférentielle des cellules libres par la pondeuse principale.

Trois éléments au moins, interviendraient :

a) L'oophagie différentielle, propriété exclusive de l'individu α. Même en supposant que toutes les Guêpes aient la même promptitude dans la ponte, la pondeuse principale a plus de chances de pouvoir pondre son œuf, fût-ce après oophagie.

b) La femelle la plus féconde est aussi souvent la plus prompte à

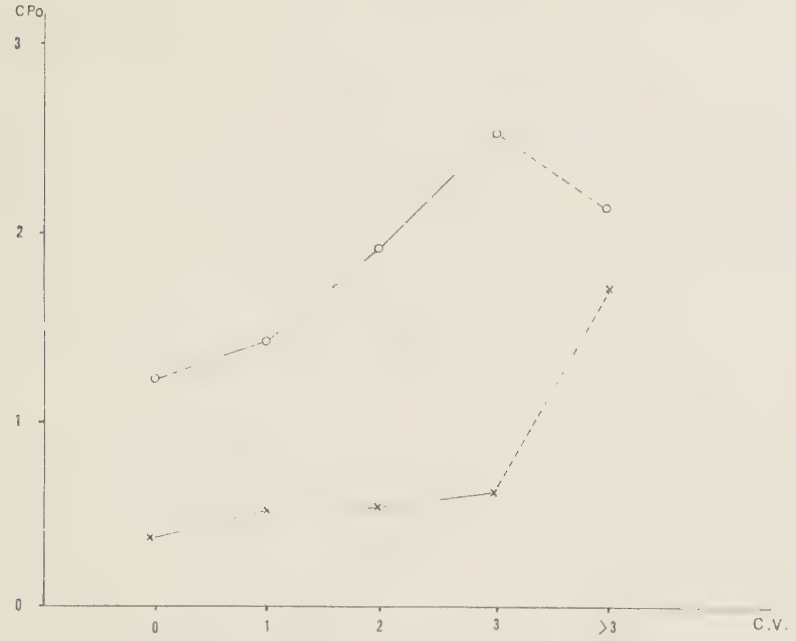


FIG. 8. — *Relation entre ponte journalière et nombre des cellules libres en diggnie.*

LÉGENDE :

C. v. : nombre de cellules vides au matin.
Cpo : cadence de ponte.
o : du sujet α,
× : du sujet ω.

Le graphique correspond à la dernière ligne du tableau V.

pondre durant la journée; elle a donc plus de chances de garnir les alvéoles, quand ceux-ci sont peu nombreux.

c) Avant même d'être pourvue, la cellule « choisie » pour recevoir l'œuf prend — pour l'animal — une valence particulière. Quand, avant d'avoir pondu, l'auxiliaire trouve cette cellule garnie par sa compagne, elle doit faire un nouveau « choix », ce qui l'handicape et retarde la ponte.

B. — MÉCANISME DE L'INFLUENCE DES CELLULES LIBRES

L'influence du nombre des cellules libres est liée au caractère *contingent* de la construction des nouveaux alvéoles.

L'activité bâtisseuse d'origine interne (DELEURANCE, 1957) n'apparaît pas obligatoirement dès que se fait sentir le manque de cellules libres; en outre, la construction de nouveaux alvéoles (C C) dépend de la rigueur du thème cyclique. Enfin, l'intercalation de l'activité bâtisseuse entraîne un retard de la ponte, voire sa suppression si la phase de ponte prend fin entre-temps.

De fait, les femelles qui construisent facilement sont peu sensibles au manque de cellules libres, alors que les Guêpes à activité déficiente en subissent fortement les conséquences.

On conçoit, dès lors, que dans une société polygyne les qualités propres des sujets puissent assurer une grande diversité d'observations. De toute manière, il est clair que le nombre des cellules libres, agissant différentiellement sur les pontes, influence les modalités de la monogynie fonctionnelle.

VII. — PHÉRORMONES

On sait que, dans la ruche, la stérilité des ouvrières a été reliée, par divers auteurs, à l'action d'une phérormone produite par la Reine. On doit se demander si une substance de ce type ne réglerait pas la monogynie fonctionnelle chez *Polistes*.

En fait, cette hypothèse nous semble peu probable. Ainsi, le rassemblement — parfois étroit — de fondatrices dans des gîtes durant la nuit (avec existence d'une trophallaxie bien développée) n'empêche pas la manifestation du comportement de ponte durant la journée. De plus, aucune activité de léchage, aucune « cour » analogue à celle de l'Abeille, n'a été observée; la phérormone ne pourrait donc être transmise que par trophallaxie. Or celle-ci s'opère souvent presque à sens unique, de la subordonnée vers la dominante. On n'a d'ailleurs pas observé de corrélation significative entre l'intensité de la trophallaxie et la ponte des divers animaux. Enfin, la rapidité de l'action du groupement sur la ponte (*cf.* chap. VII) suggère l'existence d'une action directe sur le comportement de ponte plutôt que sur le fonctionnement des ovaires.

Ces observations — entre autres, — nous ont conduit à négliger le rôle d'une phérormone éventuelle dans la régulation monogynique.

Rôle des facteurs indirects dans la monogynie fonctionnelle.

L'étude des facteurs qui, dans le guêpier, peuvent influencer la ponte montre que la régulation monogynique pourrait résulter indirectement de l'action des cellules libres, accentuée par l'oophagie différentielle. On a vu, de fait, que moins il y a de cellules libres plus la distinction entre femelles devient tranchée. La rapidité des effets exclut les autres facteurs indirects.

On a cherché à éprouver cette hypothèse dans une société digyne formée de deux sujets doués de fécondités voisines. Dès sa formation, on intervient systématiquement, de façon à assurer à la plus faible pondeuse (qui est l'individu ω) la libre disposition des cellules libres et

la possession d'une oophagie différentielle, attributs normaux de la pondeuse principale : on a donc inversé les rôles.

Dans ce but, on empêche toute persistance des œufs du sujet α en détruisant nous-même ceux qui sont respectés par sa compagne; on s'oppose même à toute palpation de son œuf par la pondeuse principale. Enfin, on s'arrange pour que le sujet α rencontre dans son *territoire de ponte* les œufs de l'auxiliaire, soit que celle-ci y ait pondu directement après oophagie, soit que nous ayons nous-même transporté l'œuf.

Cette procédure reproduit pour la pondeuse principale, sous une forme plus sévère (1), l'essentiel des conditions rencontrées normalement par l'auxiliaire dans une société polygyne.

Le tableau XXIV montre l'évolution de la ponte pour les deux Guêpes

Tableau XXIV. — Evolution de la ponte dans la société digyne $9>19$ (périodes de 5 jours).

α	3,4	3,4	3,6	3,2	2,6	2	1,4	1,8	1	1,4
ω	2	2,8	1,8	2	2	2	1,6	1,4	1	1

N. B. — On rappelle que toutes les larves sont détruites dès l'éclosion; le couvain ne comporte que des œufs.

On a cherché à imposer au sujet α tous les handicaps indirects normalement attachés à la position d'auxiliaire (*cf.* texte). On voit que l'expérience n'a pas amené une inversion du sens de la différenciation monogynique.

($9 > 19$). On remarque qu'après 50 jours d'intervention, le sens de la différenciation n'a pas changé. A aucun moment l'auxiliaire, maîtresse du terrain grâce à notre intervention, n'a supplanté sa compagne; jamais les rôles ne se sont inversés. La situation arbitrairement créée n'a rien changé aux dispositions fondamentales des sujets. La seule particularité notable observée est la persistance de l'oophagie différentielle chez l'auxiliaire; ce qui démontre le rôle spécifique de l'œuf de la Guêpe dans ce comportement.

La conclusion s'impose donc : la régulation monogynique n'est pas déterminée par l'action de facteurs indirects.

L'expérience permet, en outre, de préciser clairement les effets de ces facteurs sur la monogynie fonctionnelle : ils n'en constituent pas la cause, ils en règlent seulement les modalités. En dernière analyse, on le verra, la régulation monogynique est déterminée exclusivement par un effet de groupe particulier.

---

(1) Car, dans le cas normal, l'auxiliaire peut souvent palper ses œufs, avant leur destruction.

CHAPITRE VII

ÉTUDE DE L'EFFET DE GROUPE SUR LA PONTE

L'*effet de groupe*, selon GRASSÉ, est un effet « lié à la réception par l'individu de certains stimuli qui émanent de ses semblables » (1946). « L'effet de groupe dépend avant tout de la stimulation sensorielle qu'exerce l'individu sur son semblable » (1958). Nous nous en tiendrons strictement à cette définition.

Pour que l'on puisse conclure à l'existence d'un effet de groupe, deux conditions nécessaires doivent donc être remplies :

a) L'effet constaté est déterminé par la réception de stimuli. L'action est réalisée par voie sensorielle périphérique à l'*exclusion de tout autre mécanisme*.

b) L'agent stimulant est constitué spécifiquement par des « semblables ». Nous considérerons comme « semblables » des animaux appartenant à la même forme (ici forme imaginale) et à la même espèce que le sujet soumis à l'effet (on exclut donc l'action des larves par exemple). Plus précisément, nous dirons que, dans l'effet de groupe, la stimulation *significative* (GRASSÉ, 1944) est portée normalement par un individu « semblable » à celui qui réagit.

On cherche à présent si, dans la société polygyne de *Polistes*, la ponte est soumise à un effet de groupe. L'intervention d'un tel mécanisme n'est pas évidente *a priori*; il importe d'en apporter la preuve.

1° Une population de *Polistes* comprend des animaux très diversement féconds; dès lors, dans certains guêpiers l'arrêt de la ponte peut être dû aux seules qualités intrinsèques du sujet.

On a vu cependant (*cf.* p. 671) qu'une simple juxtaposition de sujets ne saurait expliquer tous les cas de monogynie fonctionnelle observés.

2° Dans la nature, la chute rapide de la ponte chez l'auxiliaire suggère l'existence d'une influence sociale, éventuellement par effet de groupe; cependant, si on maintient en permanence un grand excès de cellules libres, cette Guêpe peut continuer à pondre (*cf.* p. 718). L'évolution

de la ponte chez l'auxiliaire n'implique donc pas fatalement un effet de groupe.

Ainsi, certains facteurs indirects (notamment le nombre des cellules libres) peuvent affecter la ponte; ils ne suffisent pas cependant à expliquer la régulation monogynique (*cf.* p. 722).

3° Si, en digynie, on ralentit le métabolisme des sujets α (Gervet, 1956), la ponte des auxiliaires peut augmenter. Cet accroissement semble très uniforme et indépendant de la valeur reproductrice du sujet α, ou de son comportement. Ces résultats nous avaient fait douter du caractère déterminant de l'effet de groupe.

Aujourd'hui, nous attribuons l'augmentation de la ponte constatée dans cette expérience à l'influence du couvain operculé, laquelle masque l'effet de groupe.

Cette expérience suggère deux remarques :

a) l'éventuel effet de groupe peut interférer avec divers agents;

b) l'effet sur l'auxiliaire est largement indépendant de l'intensité de l'activité reproductrice manifestée par sa compagne.

4° Les relations entre ponte et hiérarchie sociale sont loin d'être aussi uniformes que l'affirme Pardi; malgré des scènes de dominance incessantes, un sujet subordonné peut conserver, durant une longue période, une ponte apparemment inaltérée. Parfois même, la cadence de ponte du sujet β dépasse celle de sa compagne α.

En fait, la cadence de ponte résulte de plusieurs facteurs et en particulier de la fécondité propre du sujet : la subordonnée peut être intrinsèquement plus fertile que la dominante qui, on l'a vu, peut être une très médiocre reproductrice. Dès lors, l'effet de groupe serait évidemment impuissant à compenser une telle différence.

La ponte d'un sujet ne reflète donc pas fidèlement les effets sociaux. Pour juger de ceux-ci il faut élaborer un indice valable.

5° La ponte de certains animaux varie peu malgré des changements importants dans la situation sociale (*cf.* ♀ 140, tableau XXXIV). Si la monogynie fonctionnelle est la conséquence du rang occupé dans la société, comment expliquer l'inconstance des observations ou expériences ?

6° Quel que soit le rang occupé, la ponte subit une évolution très variable. Certains sujets s'arrêtent rapidement de pondre; d'autres restent féconds fort longtemps. Une telle anarchie dans les observations s'accorde mal avec l'idée d'un effet de groupe régulateur.

Toutes ces observations montrent qu'une interprétation de la monogynie fonctionnelle fondée sur les variations individuelles et le seul jeu de facteurs indirects (cellules libres, oophagie...) formait une hypothèse de travail acceptable. Elle présentait l'avantage de permettre un premier dégrossissage, indispensable pour aborder ensuite l'étude, plus subtile, des effets de groupe.

I. — ÉTUDE DE TROIS CAS FONDAMENTAUX : LA SOCIÉTÉ DIGYNE, LA SOCIÉTÉ PLIOGYNE, LA GUÊPE SEULE (MONOGYNIE)

Principe des expériences. On sépare les membres de guêpiers polygynes après avoir mesuré les fécondités et on les regroupe suivant les diverses combinaisons possibles. Nous notons alors les modifications consécutives de la ponte, en ayant soin d'éliminer les

Tableau XXV. — Pontes de su

Si		♀															
		Rtac♀	*Rtaa*$_4$	14	17	67	79	80	89	101	103	105	109	129	131	135	
α	*Du*	10	8	4	5	4	8	7	4	6	5	7	9	10	8	9	
	CPo	1,7	1,9	3	4	2,7	3	2,8	2	4,4	3	4,3	4,2	2	3,5	3	
ω	*Du*	10	10	13	10	7	10	11	14	8	7	10	10	7	10	9	
	CPo	0	0,3	1,7	0,8	1,1	0,1	0,1	0	0	0	0,5	2,3	0,1	0,6	1	
Ch. n.		+	−	+	+	+	+	−	+	−	+	+	+	−	+	−	

Légende :

♀ : Matricule de la Guêpe étudiée. — *Si* : Situation sociale. — α : période durant laquelle la Guêpe est α. — ω : période durant laquelle la Guêpe est ω. — *Du* : Durée (en jours) de la période considérée. — *CPo* : Cadence journalière moyenne de ponte. — *Ch. n.* : Changement de nid entre les deux phases de l'expérience. + : il y a eu changement de nid entre les phases de l'expérience; — : il n'y a pas eu changement de nid entre les phases de l'expérience. — *M* : Moyenne des cadences de ponte dans chaque

causes d'erreur connues (cellules libres, variations individuelles, Guêpes précocement stériles, couvain...).

Les conditions de l'expérience sont uniformisées : le couvain ne comporte aucune larve et le gâteau garde en permanence un excès de cellules libres (donc, pas de travail cartonnier). On s'attache tout particulièrement à l'étude des rapports sociaux.

A. — LA SOCIÉTÉ DIGYNE

Cette société représente le cas le plus simple de polygynie et celui dont l'étude pratique est la plus accessible. La Guêpe subordonnée est ici un sujet ω.

1° Description des expériences.

Les membres d'une société digyne ne peuvent occuper que les positions de premier (α) ou de dernier (ω). Il y a donc trois combinaisons expérimentales possibles.

1° Association de deux individus α (1). — Quand on groupe deux individus α, il se forme une nouvelle hiérarchie, en général au terme de violents combats. Nous avons observé les résultats suivants :

— La Guêpe qui prend la position ω dans la nouvelle société accuse

CESSIVEMENT α ET ω EN DIGYNIE

	♀												*M*		
	138	407	411	412	426	433	443	450	466	475	477	481	*M+*	*M—*	*Mg*
	10	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	2			
	2,6	1,4	1,8	1,6	1,8	2	3	1,4	1	1	1,8	4,5	2,5	2,6	2,5
	9	5	5	3	4	3	4	5	5	5	5	5			
	1,9	0,6	0	0,7	1	1	1,2	1	0	1	0,2	0,2	0,7	0,5	0,6
	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—	—	+	—	

cas. — *M+* : Quand le changement de rang s'accompagne d'un changement de nid. — *M—* : Quand le changement de rang ne s'accompagne pas d'un changement de nid. — *Mg* : Moyenne générale pour chaque position sociale (après groupement des valeurs ayant servi à établir *M+* et *M—*).

Les diverses périodes sont consécutives. On voit que tous les sujets ont une cadence de ponte plus forte en position α, qu'en position ω. Chaque Guêpe est désignée par son matricule.

une chute rapide de la ponte (tableau XXV); elle peut refuser de cohabiter au nid avec sa compagne.

— La Guêpe qui garde son ancien rang α conserve très généralement une ponte inchangée malgré le changement de compagne.

2° Association de deux individus ω (1). — Quand on groupe deux individus ω, il se forme une nouvelle hiérarchie, généralement au terme de combats peu intenses, voire sans combat (*cf.* chap. VI). Nous avons observé les résultats suivants :

— La Guêpe qui prend le rang α dans la nouvelle société augmente

(1) Il s'agit de la position sociale qui précède immédiatement l'association. L'animal peut en avoir occupé d'autres durant sa vie antérieure.

sa cadence de ponte (tableau XXVI, voir aussi tableaux XXVII et XXVIII).

— La Guêpe qui garde le rang ω conserve la même ponte; en quelques cas on a noté une reprise temporaire.

Tableau XXVI. — Rang et cadence journalière de ponte en digynie

Si		+											M+	M−	Mg
		Rtaa$_3$	14	17	63	78	89	101	105	129	135	138			
α	*Du*		4	5			4	6	17	10	19				
	CPo		3	4			2	4,4	4,3	2	3				
ω	*Du*	8	13	20	4	5	4	8	10	7	9	10			
	CPo	0,7	1,7	0,8	1,2	0,8	0	0	0,5	0,1	1	1,9	0,8	0,8	0,8
α	*Du*	10	11	4	7	14	5	10	10	10	2	13			
	CPo	1,7	2,3	1,8	2,1	2	2,4	1,2	2,2	0,1	2	2,7	1,8	2	1,9
Ch. n.			+	+			+	−	+	−	−				
		−	+	+	+	+	+	−	−	+	−	−	+	−	

Légende : *cf.* tableau XXV, mais les indications *Ch. n.* sont données pour chaque changement de rang.

Les diverses périodes se succèdent sans interruption. La ponte d'un sujet ω augmente généralement quand il prend le rang α. Si cette position a déjà été occupée auparavant, l'animal peut retrouver sa ponte antérieure. Cette reprise n'est pas instantanée et, dans les limites de l'expérience, sa portée est loin d'être générale.

*3° **Association d'un individu α avec un individu ω*** (1). — Quand on groupe deux individus de rangs différents, chacun garde en général la position sociale qu'il occupait auparavant et l'on n'observe pas de « bagarre ». Parfois, on constate un changement de rang, après un combat de violence variable. Pendant la durée de l'expérience, nous avons, pour chaque cas, observé les résultats suivants :

a) *Conservation des rangs.* — D'ordinaire la ponte de chaque Guêpe reste inchangée, même quand l'expérience est répétée — un sujet étant associé successivement à diverses compagnes.

(1) Il s'agit de la position sociale qui précède immédiatement l'association ; l'animal peut en avoir occupé d'autres durant sa vie antérieure.

b) *Changement de rangs.* — Généralement, l'ancien sujet ω développe sa ponte en prenant le rang α; celle de sa compagne, par contre, baisse.

Le cas particulièrement démonstratif des sociétés *131-138* et *17-31* (tableau XXVII) montre qu'une Guêpe associée à un même sujet peut avoir des cadences de ponte très différentes suivant le rang qu'elle occupe; l'effet de groupe est lié au rang et non aux caractères propres de la compagne.

Tableau XXVII. — Cadence de ponte et situation sociale

♀ *138*					♀ *131*				
N	*Du*	*Co*	*R*	*CPo*	*N*	*Du*	*Co*	*R*	*CPo*
9 A	8	*131*	β	1,9	*9 A*	8	*138*	α	2,9
9 A	13	*107*	α	2,7	*4-57*	7	*129*	α	4
2-57	2	*54*	α	2,5	*5-57*	8	*101*	α	3,5
2-57	10	*131*	α	2,4	*2-57*	10	*138*	β	0,6
♀ *17*					♀ *31*				
N	*Du*	*Co*	*R*	*CPo*	*N*	*Du*	*Co*	*R*	*CPo*
6 A	3	*31*	α	3,7	*6 A*	3	*17*	β	0
6 A	6	2♀♀	α	4	*6 A*	6	2♀♀	β	0,8
3 A	10	*2*	β	0,8	*6 A*	10	*14*	β	0,3
6 A	10	*31*	β	0,8	*6 A*	10	*17*	α	1,6
5 A	4	*32*	α	1,7	*3 A*	6	*40*	β	0

Légende : *cf.* tableaux XXV et XXVI.

R : Rang. — *N* : Matricule du nid.

Une femelle unie à plusieurs reprises à la même compagne, peut avoir une ponte très variable suivant le rang occupé. L'effet de groupe est donc lié à la situation sociale plus qu'aux caractères individuels de la compagne.

Les diverses périodes indiquées se succèdent sans interruption.

2° *Analyse des résultats. Rôle de divers facteurs.*

Etant donnée la conduite de l'expérience, on ne peut qu'attribuer ces résultats à un effet de groupe; en particulier la rapidité des phénomènes, bien visible dans l'observation journalière (tableau XXVIII), exclut tout facteur indirect connu. Ces expériences prouvent donc l'existence d'un effet de groupe sur la ponte. De plus, l'allure des phénomènes (rapidité, réversibilité, etc.) suggère que cet effet intéresse spécifiquement le *comportement* de ponte et non la physiologie ovarienne.

L'examen détaillé permet dès maintenant de préciser brièvement l'importance de quelques facteurs.

Tableau XXVIII. — Ponte et effet de groupe : ♀ *101*

Nid	Situation sociale	Date	Ponte	
			Détail	Moyenne
7 A	101 > 112, 113, 115, 128, 130	24-V-1957	3	4,3
		25	4	
		27	5	
	101 > 112	28	5	
		29	4	
		30	4	
		31	5	
5-57	101 > 137	1-VI-1957	6	4,4
		3	1	
		4	5	
		5	4	
		6	6	
		7	4	
		8	5	
5-57	Seule.	10	4	4
5-57	131 > 101	11	0	0
		12	0	
		13	0	
		14	0	
		15	0	
		17	0	
		18	0	
		19	0	
5-57	101 > 106	20	0	0,6
		21	1	
		22	1	
		24	0	
		25	2	
		26	0	1,8
		27	4	
		28	2	
		29	1	
		1-VII-1957	2	
		2	3	1,2
		3	0	
		4	2	
		5	0	
		6	1	

Le tableau montre, jour par jour, la ponte et la situation sociale de la Guêpe ♀ *101*. Cette Guêpe, à forte cadence de ponte en position α, ne pond plus quand elle devient ω.

N. B. — On notera, en outre, le retard et l'irrégularité de la reprise de la ponte quand l'animal redevient α.

1° Le combat. — La violence du *combat de différenciation* n'a pas d'influence significative sur la ponte du sujet qui prend la position ω. Notons seulement que les Guêpes très fortement affectées par leur position ω ont souvent auparavant livré de violents combats.

On observera cependant que, dans ce type d'expérience, une lutte légère *sans changement de rang* peut s'accompagner d'une modification, peu durable, de la ponte (♀ 134).

En définitive, l'intensité du combat initial ne paraît pas exercer une influence directe et décisive sur la ponte des divers sujets.

2° Le nid. — On connaît l'influence du territoire dans la différenciation d'une hiérarchie sociale (*cf.* chap. V). Le nid représentant un territoire particulièrement chargé de signification pour la Guêpe en activité reproductrice, on doit étudier l'importance de son rôle lors des expériences.

L'observation montre que le changement de rang s'accompagne d'une modification de la ponte indépendamment du nid occupé; qu'elle conserve son nid ou qu'elle en change, une Guêpe qui devient ω réagit de la même manière.

De même, l'individu ω qui devient α ne semble pas influencé de façon significative par le changement de nid (tableau XXVI). Tout au plus observe-t-on peut-être une réaction moins rapide quand le sujet garde son nid; après quelques jours, en tout cas, on ne discerne plus aucune différence.

3° Le facteur individuel. — Les qualités de la compagne autres que le rang social n'ont pas d'influence décisive sur la cadence de ponte, sauf toutefois dans le cas particulier des Guêpes qui tendent à abandonner le guêpier. On notera d'ailleurs l'absence de relation quantitative précise entre l'activité du sujet α et l'effet exercé sur sa compagne.

3° Conclusions.

1° En digynie, la ponte sociale est soumise à un effet de groupe.

2° La forme la plus apparente de cet effet est l'inhibition de la ponte chez l'un des sujets.

3° L'inhibition est en rapport avec la hiérarchie sociale; seul le sujet ω est inhibé.

4° L'inhibition du sujet subordonné paraît liée avant tout au rang; elle résulterait de la situation sociale et non des particularités propres de la Guêpe compagne. Ceci pourrait expliquer le caractère de « tout ou rien » observé dans le phénomène.

5° Dans les limites de l'expérience, l'inhibition de la ponte n'a pas un effet irréversible : en reprenant le rang α, la Guêpe ω peut retrouver intégralement sa fécondité initiale.

B. — LA SOCIÉTÉ PLIOGYNE

Ce cas, plus complexe, sera étudié en particulier par comparaison avec le cas précédent. On notera qu'avec l'augmentation de la population peuvent s'ajouter des *interactions* (Rabaud, 1937, 1944) du type *effet de foule*.

1° Description des expériences.

Le terme pliogyne désigne tout guêpier comportant plus de deux fondatrices. La société possède une propriété nouvelle : la présence d'un sujet de situation *intermédiaire* (= λ), c'est-à-dire à la fois dominant et subordonné. Ici, la position sociale d'une Guêpe peut être modifiée de deux façons : par changement de rang ou du nombre des compagnes.

A. — PONTE DU SUJET α

Dans nos expériences (tableau XXIX), la ponte du sujet α n'a pas varié de façon significative avec le nombre de compagnes. Signalons à ce propos que les plus fortes pontes journalières jamais observées (8, voire 9 œufs dans la journée) parmi des centaines de Guêpes, concernent des sociétés digynes. En outre, les pontes totales durant l'ensemble de la vie d'un sujet α sont très voisines en digynie et en pliogynie.

B. — PONTE DU SUJET SUBORDONNÉ

En pliogynie, celui-ci peut occuper des rangs divers qui se ramènent à deux *situations sociales :* il peut être dernier (ω) ou en position intermédiaire (λ). A cause de son statut particulier, on a été amené à étudier séparément des autres sujets intermédiaires l'individu β, subordonné au seul α. Etant donnée l'importance primordiale des relations sociales entre sujets deux à deux (*cf.* chap. V), une équivalence des divers individus λ serait concevable; nous devrons aborder cette question.

1° L'individu β. — Il est dominé par une seule compagne et en domine une ou plusieurs. C'est le second de la hiérarchie; sa ponte sera évaluée par comparaison avec celle de sujets déjà étudiés.

a) *Ponte d'un sujet* β *tour à tour placé en digynie et en pliogynie.* — Les tableaux XXX et XXXI (détail d'un exemple) montrent qu'un

Tableau XXIX. — Pontes totales des dix plus fortes pondeuses (sur 400 guêpes environ) observées dans nos élevages, respectivement en digynie et en pliogynie

Digynie		Pliogynie	
♀	*PoT*	♀	*PoT*
Rtga$_5$	256	*160*	284
1	230	*140*	250
152	212	*342*	217
142	211	*2*	201
Rtg	163	*194*	148
40	158	*159*	142
194	146	*200*	135
150	146	*343*	117
Rtga$_4$	139	*327*	117
153	138	*257*	116
MPo	180	*MPo*	173

Légende :

PoT : Nombre d'œufs pondus durant l'ensemble de la vie de l'animal. — *MPo* : Moyenne des pontes totales.

Ces femelles ont occupé la position α durant la plus grande partie, voire la totalité, de leur vie. Les pontes totales sont très voisines dans les deux cas (la différence entre les moyennes n'excède pas 4 %); l'importance de la société n'affecte pas de façon significative la ponte du sujet α.

Remarque. — Ce tableau néglige une cause d'erreur : plusieurs Guêpes (♀ ♀ *Rtga*$_5$, *160*) ont été tuées un peu avant la fin de leur période fertile, a des stades voisins de leur évolution physiologique. Ces sujets sont répartis dans les deux catégories; nous supposons donc que la connaissance précise de leur ponte n'aurait pas grandement modifié la similitude des résultats.

sujet β dans la hiérarchie pond davantage dans une société pliogyne (où il est en position intermédiaire) qu'en digynie (il est alors dernier); et ceci quelle que soit l'importance de la société.

b) *Ponte d'un sujet tout à tour α (en digynie ou pliogynie) et β en pliogynie.* — Dans les limites de l'expérience, l'individu β d'un guêpier pliogyne pond autant qu'en position α : la cadence journalière moyenne ne change pas quand l'individu passe d'une situation à l'autre (*cf.* Gervet, 1962, tableau V). Le calcul du F de Snedecor (pour 11 Guêpes) montre que les différences ne sont pas significatives.

2° ***L'individu*** λ. - C'est la Guêpe de position sociale intermédiaire. Pour les divers sujets λ, l'observation et l'analyse deviennent délicates quand croît l'importance de la société; les résultats sont confus et l'on ne peut distinguer un parallélisme net entre ponte et rang social.

L'examen cependant suggère plusieurs remarques.

a) Une femelle de bas rang social (*cf.* tableau XXXII, ♀ 374, γ en

Tableau XXX. — Influences différentielles du rang et de la position sociale

		♀																M		
		3	13	38	60	61	64	72	80	199	218	408	413	423	443	444	453	M+	M−	Mg
	Du	7	10	3	7	8	8	5	10	6	10	5	5	4	5	4	4			
P	*Nco*	2	2	7	6	8	4	11	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2,27	1,88	2,02
	CPo	2,5	3,2	2,6	3,1	1,9	3,4	1,8	1,4	1	2	1,8	2	0,5	2	1,2	2			
	Du	3	10	10	8	5	10	10	10	5	10	5	5	3	4	4	3			
D	*CPo*	0,3	2,3	0,7	0	0	0,6	0,8	0	0	0,5	0,2	0,4	0	1,2	0,7	1	0,57	0,53	0,54
	Ch. n.	−	+	−	+	−	+	−	+	−	+	−	−	+			−	+	−	

Légende : *cf.* tableau XXVI.

Sociétés : *P* : Pliogynie. — *D* : Digynie. — *Nco* : Nombre de compagnes.

Seize sujets occupent le second rang tour à tour dans des sociétés pliogyne et digyne; sans changer de rang ils sont successivement en situation intermédiaire et en dernière position. Les périodes sont consécutives et, sauf pour les Guêpes ♀♀ *80* et *443*, la vie en pliogynie a précédé la vie en digynie.

Une Guêpe qui occupe le second rang dans la hiérarchie pond bien plus fortement en pliogynie (c'est-à-dire en situation intermédiaire) qu'en digynie (elle est alors dernière).

En outre un changement de nid entre les deux périodes ne modifie pas l'allure du phénomène.

Tableau XXXI. — Ponte et position sociale : ♀ 3

Nid	Position sociale	Date	Ponte	
			Détail	Moyenne
1 A	Seule.	24-XII-1956	3	1
		26	1	
		27	1	
		28	1	
		29	1	
		2-I-1957	1	
8 A	3>5	3	1	2,4
		5	2	
		7	3	
		8	3	
		9	2	
		10	2	
		11	3	
		12	3	
		14	3	
	Seule.	15	2	
7 A	1>3	16	2	
3 A	2>3>5	17	2	2,5
		18	3	
		19	3	
		21	3	
		22	2	
		23	2	
		24	2	
	2>3	25	1	0,3
		26	0	
		28	0	
	2>13>3	29	0	0,2
		30	0	
		31	1	
		1-II	0	
		2	1	
		4	0	
		5	0	
		6	0	
		7	0	
		8	0	
		9	1	
		11	0	
1 A	Heptagynie puis décagynie, la Guêpe 3 reste en position λ.	12	0	0,9
		13	0	
		14	1	
		15	1	
		16	2	
		18	1	
		19	1	
		20	1	
		21	0	
		22	0	
		23	1	
4 A		25	1	
		26	3	

Quand elle occupe le rang β, la Guêpe pond davantage en pliogynie qu'en digynie (voir aussi tableau XXX). On notera, de plus, la rapidité de la réponse quand l'animal passe d'une situation sociale à l'autre.

L'animal seul a une cadence de ponte plus faible qu'en position α.

Tableau XXXII. — Rang et cadence de ponte (sujets d'ordinaire en position intermédiaire).

♀	55					84			187			199							
N	3-57	1-57	1 A	3-57	3-57	4-57	4-57	3 A	4-58	4-58	4-58	1-58	1-58	4 A	4 A	4 A	4 A	2-58	2-58
Du	4	2	8	8	10	6	7	10	5 (1)	12	15	8	8	6	5	3	5	11	10
Nco	9	6	8	1	2	5	4	1	2	2	4	4	3	3	1	2	4	1	2
R	τ_i	ε	ζ	ω	ω	γ	β	ω	β	α	δ	β	β	β	ω	ω	γ	α	β
CPo	1,7	2	1,7	0,1	0	2	3,6	0,6	1,5	1,4	0	1,7	1,7	1	0	0	0	2	0,2

♀	200		257					280				374		451		476			
N	14-58	14-58	4-58	4-58	4-58	4-58	4-58	4 A	5-57	5-57	5-57	4-57	4-57	8-60	4-60	22-60	24-60	4-60	4-60
Du	12	20	19	4	12	10	8	6	6	5	8	15	12	6	7	5	6	7	5
Nco	2	4	4	4	5	1	1	3	5	4	3	4	1	2	3	1	0	3	4
R	α	δ	γ	β	γ	α	α	γ	δ	γ	γ	γ	α	α	γ	α	—	β	γ
CPo	2,2	0	1,6	1,5	2,7	2,6	1,5	1,1	0	1,4	1,1	2,6	2,1	1,3	0	1,8	0,3	1,7	0,8

(1) Pour des raisons techniques on a négligé une période de 8 jours.

Légende : *cf.* tableaux XXV, XXVII et XXX.

Sauf exception (♀ *187*) les périodes sont consécutives.

Le tableau indique les pontes et les rangs de sujets ayant occupé diverses positions sociales. On note particulièrement ceux qui ont occupé des rangs inférieurs au rang β.

La ponte de tels sujets peut prendre des valeurs très variables, échelonnées entre celle d'un individu α et celle d'un ω. La connaissance de la position sociale ne permet pas de prévoir la fécondité.

pentagynie, voire ♀ *55*, ♀ en enneagynie) *peut* avoir une cadence de ponte importante, voire équivalente (♀ *374*) à celle qu'elle possède en position α. Elle s'apparente alors étroitement à l'individu β et donc au α.

b) Cependant, une variation de degré dans la position λ peut aussi entraîner une variation correspondante dans la ponte (*cf.* ♀♀ *84*, *280*, *476*...); l'étude détaillée des résultats journaliers exclut l'idée d'une simple coïncidence.

c) D'une façon générale, les hauts λ sont souvent des pondeuses plus fortes que les bas λ; ce phénomène s'accentue souvent avec le temps.

3° L'individu ω. — Ses caractères sont plus constants; la position ω entraîne une chute de la ponte.

D'après l'ensemble de nos observations, le nombre des compagnes n'influence pas de façon significative la ponte d'un sujet ω. Toutefois, dans quelques cas, rares au demeurant, l'addition d'un individu α fut suivie d'un arrêt de la ponte chez la Guêpe ω (tableau XXXIII). Cet effet ne résulte pas d'une incompatibilité individuelle.

Tableau XXXIII. — Ponte et situation sociale de la guêpe ♀ *443*

Du	4	5	3	3	4
Hié	458>443	458>442>459	458>443>466	458>463>443	463>443
CPo	1	1,2	2,3	0,3 (0)	1,2
N	13-60	13-60	13-60	13-60	22-60

Légende : *cf.* tableau XXVI.

Hié : Hiérarchie sociale. — *N* : Nid.

La Guêpe ♀ *443* a cessé rapidement de pondre quand elle fut subordonnée aux deux sujets ♀♀ *458* et *463* : le seul œuf pondu l'a été le premier jour. Au contraire, elle a pondu régulièrement quand elle était subordonnée (ω) à l'une seulement de ces femelles; l'arrêt n'est donc pas lié à une incompatibilité individuelle. L'influence de deux dominantes associées peut différer de celle de chacune prise séparément.

2° Analyse des résultats. Conclusions.

Pour les mêmes raisons qu'en *A* (page 729), les expériences conduisent à admettre l'existence d'un *effet de groupe* : par action directe une Guêpe peut influencer la ponte d'une compagne. Mais, dans la société pliogyne, la corrélation entre la ponte et le rang tend à se dissoudre : si les sujets α et ω montrent un effet comparable à celui

que l'on a observé en digynie, les autres forment un ensemble confus dont on n'a pu dégager de données générales. Notons seulement que la ponte du sujet λ peut varier d'une valeur extrême à l'autre.

Des expériences analogues aux précédentes montrent que les effets propres de la lutte initiale, du territoire et des caractères individuels de la compagne ne sont pas plus significatifs qu'en digynie.

C. — LA MONOGYNIE

C'est la situation d'un nid habité par une seule fondatrice. Par comparaison, la ponte de celle-ci permet une mesure de l'effet de groupe.

1° Description des expériences.

On compare les pontes successives d'une Guêpe tour à tour seule et en polygynie (tableau XXXIV).

A. — ISOLEMENT ABSOLU

La Guêpe n'a aucune compagne; le résultat de l'expérience dépend du rang précédemment occupé.

1° Isolement d'un sujet α. — L'ensemble des observations (tableau XXXIV) montre une baisse significative de la ponte. Quelques sujets gardent une cadence inchangée quand on les isole (♀♀ *140*, *411*); d'autres cessent alors complètement de pondre (♀ *89*, *408*...). Le cas intermédiaire d'une baisse sans arrêt total semble le plus fréquent (1).

2° Isolement d'un sujet λ. — Comme celle de la Guêpe dominante, la ponte de cette subordonnée n'est parfois pas affectée par l'isolement (♀ *86*). Certaines femelles λ cessent de pondre si leurs compagnes sont enlevées (♀ *363*). Enfin le cas intermédiaire d'une baisse sans arrêt s'observe également (♀ *2*).

Les individus λ dont la ponte s'apparente à celle du sujet ω réagissent comme celui-ci à l'isolement.

3° Isolement d'un sujet ω. — Sa réaction est plus uniforme : la ponte croît quand il est isolé (♀ *144*). Toutefois, les Guêpes qui ne pondent pas et tendent à abandonner le guêpier quand elles occupent

(1) On a vu que l'isolement peut amener la mort d'un ancien sujet α (*cf.* chap. V).

la position ω ne changent souvent pas d'attitude en l'absence de compagne.

Enfin, plus rarement, la ponte d'un sujet ω s'arrête quand on l'isole (tableau XXXV).

B. — ISOLEMENT RELATIF (1)

La Guêpe est accompagnée mais ne réagit pas à la présence de certaines subordonnées, d'ordinaire très peu fidèles au nid; les animaux ne constituent pas une vraie société polygyne.

1° Le sujet α. — Il peut cesser brutalement de pondre en l'absence de Guêpes subordonnées fidèles au nid (♀ *37*).

2° Le sujet λ. — Il en va de même pour certains λ (♀ *203*).

Ces deux séries de cas montrent que des rapports de dominance parfaitement normaux peuvent ne s'accompagner d'aucun effet de groupe visible sur la ponte. Ils sont à rapprocher de l'inefficacité de la dominance hors du guêpier (*cf.* tableau XXXV) : seule la cohabitation au *nid* est efficace.

En fait, la faible fidélité au nid de ces subordonnées ne suffit pas à expliquer leur manque d'influence. Ainsi, dans d'autres guêpiers, l'enlèvement expérimental de sujets ω, pourtant peu fidèles au nid, a entraîné une chute de la ponte pour l'ancienne λ qui devient ω : les Guêpes enlevées influençaient donc leurs compagnes malgré la rareté des rencontres. L'effet de groupe n'est pas lié d'une manière simple à la fréquence des contacts. On voit combien l'observation, souvent contradictoire, reste subtile.

3° Le sujet ω. — Nous n'avons pas observé d'individu ω cessant de pondre quand leurs compagnes abandonnent le nid et s'en désintéressent (2). Par contre, certains sujets ω, qui refusent de pondre dans un nid régulièrement habité par d'autres Guêpes, ne modifient pas leur attitude quand celles-ci le délaissent à peu près complètement.

Le phénomène, qualifié d'*isolement relatif*, montre que la présence d'une compagne subordonnée ne suffit pas à produire un effet de groupe sur la ponte. Elle n'est efficace que dans une situation éthologique précise (encore mal connue) que seuls réalisent les sujets intégrés au guêpier.

(1) Cette situation n'existe pas dans la nature, car les animaux se dispersent; il s'agit d'un « artefact » d'élevage.

(2) Cependant, le tableau XXXV suggère que ce cas *peut* se présenter à titre exceptionnel puisque certaines Guêpes pondent en position ω et non quand elles sont seules.

Tableau XXXIV. — Effet de

♀	1		2				3				
Du	10	10	10	5	10	10	6	9	7	3	12
Nco	0	1	0	2	1	2	0	1	2	1	2
R	—	α	—	α	α	β	—	α	β	β	γ
CPo	2,4	2,8(3,5)	2,2	2,6 (3)	3,1	3,1	1	2,4	2,5	0,3	0,2

♀	129		140			144		363			
Du	3	12	21	16	23	10	10	7	2	8	13
Nco	0	1	2	0	1	0	2	3	4	0	2
R	—	α	α	—	α	—	γ	α	β	—	β
CPo	1,6	2,1	2,7	2,7	2,6	2,6	0,9	2,7	2,5	0	1,1

♀	415		423		425		426		427		
Du	5	4	10	5	10	5	4	5	10	4	10
Nco	0	2	1	0	2	0	1	0	2	0	2
R	—	α	α	—	α	—	α	—	α	—	α
CPo	1,6 (1)	2,2 (3)	1,4	1,6 (1)	1,6	0	1,7	1,6 (1)	2,3	0,5 (0)	2,7

♀	452			453		458		466		
Du	5	7	3	5	5	10	4	5	5	7
Nco	3	0	1	2	0	2	0	0	1	1
R	β	—	α	α	—	α	—	—	α	β
CPo	3	1	2,7	1,2	1,4 (1)	4	1	0,4	1	0,4

Légende : *cf.* tableaux XXV, XXVII et XXX.

M α : Moyenne des cadences de ponte en position α. — *M S* : Moyenne des cadences de ponte quand la Guêpe est seule.

La Guêpe seule pond généralement moins qu'en position α (ou parfois λ). Le changement de situation sociale n'entraîne pas toujours un effet immédiat; aussi avons nous parfois indiqué entre parenthèses ( ) la valeur atteinte par la ponte après quelques jours d'expérience. Cette valeur n'a cependant pas été utilisée pour le calcul.

Les différences entre Guêpes α et seule ont été éprouvées au moyen de l'indice F

L'ISOLEMENT SUR LA PONTE

69		86			89							
10	10	5	5	9	7	4	5	6	6	5	5	3
10	0	2	0	1	1	1	2	0	2	0	4	1
δ	—	β	—	β	α	β	α	—	α	—	α	β
1,7	1,5	1,4	1,4 (1)	0,7	2,3	0	2,4	0,2	1,3	0	3,8	0

407		408		411	412						
10	5	10	5	5	4	5	3	7	3	5	4	5
2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1
α	—	α	—	α	—	α	—	α	β	α	—	α
3,3	0	2,3	0	2	1,8	1,2	1,3	1,7 (2)	0,7 (0)	1,4	1,2	2,3

	443		444			448			451		
3	10	5	8	10	5	5	3	3	5	3	5
0	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	1
—	α	—	α	α	—	α	—	α	α	—	α
0	3,1 (4)	2,8 (2)	2,5	2,9	0,6	1,8	0	1,7	3	0,3	1,4

	476			477		482		485		*Mα*	*MS*
3	5	6	7	5	6	7	4	5	10		
0	1	0	3	1	0	0	1	0	1	>0	0
—	α	—	β	α	—	—	α	—	α	α	—
0	1,8	0,3	1,7	1,8	2,2	1	1,5 (2)	0,4 (0)	1,5 (2)	2,2	1

de Snedecor. Chaque animal a été soumis à une expérience d'isolement et donne donc une série de deux valeurs; par exception ♀ *412* en donne deux.

Source de variation	Somme des carrés	Degrés de libertés	Carré moyen	F
Situation sociale	2 042	1	2 042	26**
Individus	1 557	29	54	
Erreur	2 133	29	74	

La différence est donc hautement significative.

2° *Analyse des résultats.*

Ces expériences confirment les résultats précédents : la ponte d'une Guêpe est sensible au groupement; toutefois, des phénomènes nouveaux, ou plus facilement décelables, sont ici mis en évidence.

Tableau XXXV. — Ponte et position sociale de la Guêpe ♀ *469*

Da	*Du*	*Hié*	*CPo*	*N*
4-VI-1960	5	412 > 469	1	7-60
11	3	469	0	7-60
14	7	412 > 469	0,7	12-60
25	3	469	0	12-60
28	5	412 > 469	0,6	19-60
4-VIII	4	469 (1)	0	19-60
8	3	412 > 469	0,3	19-60
11	2	449 > 469	0,7 { 0,5	19-60
13	1	477 > 469	0,7 { 1	19-60

(1) ♀ *469* est accompagnée 18 heures par jour par ♀ *412*; elle n'a alors pas de nid.

Légende : *cf.* tableau XXVII.

Hié : Hiérarchie sociale. — *Da* : Date du début de la période considérée.

La Guêpe ♀ *469* pond en position ω mais non quand elle est seule. Cette action de la compagne n'est pas due à une femelle déterminée, comme le prouvent les influences successives de ♀♀ *412*, *449* et *477*. Par contre, elle est étroitement liée au nid, ainsi le 4-VIII *et seq.* ♀ *469*, accompagnée de ♀ *412* durant 18 heures par jour mais en l'absence de gâteau ne pond pas durant les six autres heures quand elle est replacée seule sur un nid.

La dissection, le 14-VIII, montre des ovaires bien développés contenant plusieurs œufs; la faible cadence observée en position ω serait donc due à la situation sociale et non à une fertilité très faible : l'effet de groupe lié au rang semble normal.

a) L'étude de la sensibilité au groupe révèle l'existence de deux catégories de sujets; certains, dits à *sociabilité large* ou *eurycènes* (du grec *eurys* et *coinos*), conservent une ponte appréciable en l'absence de compagne; d'autres, dits à *sociabilité stricte* ou *sténocènes* (du grec *stenos*) ne réagissent plus au nid en pareil cas et, dès lors, cessent de pondre : le gâteau cellulaire n'a pour eux de *signification* (c'est-à-dire n'est réactogène) que s'il est habité. Ces sujets se caractérisent donc par une grande sensibilité au groupe.

b) Celle-ci s'accompagne normalement de conditions restrictives concernant la position sociale : le sujet sténocène exige le rang α; il s'accommode à la rigueur (pas toujours) d'une position λ, mais ne supporte qu'exceptionnellement la situation ω.

Il y a cependant des exceptions; certains sténocènes, notamment, sont plus sensibles au groupe qu'au rang : ils pondent lorsqu'ils sont ω (moins cependant qu'en position α), mais abandonnent le nid s'ils se trouvent seuls.

c) Il faut donc distinguer deux effets : d'une part, un effet étroitement lié à la situation sociale, qui existe chez les sténocènes aussi bien que chez les eurycènes; il se traduit par une inhibition du comportement de ponte chez l'individu subordonné et une exaltation chez le sujet dominant.

D'autre part, un effet bien visible chez le seul sténocène : son activité reproductrice exige la présence de compagnes.

d) Parfois, enfin, des facteurs individuels interviennent, certains sujets refusant de cohabiter dans un même guêpier. Ce sont là des phénomènes d'intolérance individuelle.

3° Conclusions.

Le sujet sténocène se caractérise par une sociabilité stricte : sa ponte, notamment, exige la société. Il présente aussi des exigences quant à la position dans la hiérarchie. Une telle Guêpe, par conséquent, ne peut faire souche hors de toute association; son comportement rappelle celui du *Sulcopolistes* (Scheven, 1958).

Le sujet eurycène est plus souple; il s'intègre à n'importe quelle société et *peut* pondre en toute situation sociale (isolement, subordination...).

Evidemment, cette schématisation correspond à une vue statistique des phénomènes. Il existe des observations ambiguës, ou contradictoires : elles prouvent que notre systématisation n'a qu'une valeur d'approximation.

II. — ÉTUDE GÉNÉRALE DE L'EFFET DE GROUPE

A. — DONNÉES COMPLÉMENTAIRES

Il s'agit d'observations faites à propos d'expériences sur l'un ou l'autre type de Guêpe et de l'influence du facteur temps sur les manifestations de l'effet de groupe.

1° Interventions expérimentales.

A. — SUR LA COMPAGNE

1° Traitement des antennes par une solution de potasse. — Pour étudier le rôle des organes sensoriels portés par les antennes, on a plongé celles-ci dans des solutions de potasse (5 à 10 %) dans le but

de les détruire. L'efficacité du traitement est contrôlée par son action sur l'oophagie et la ponte, qui cessent. Dans ces conditions, on ne note pas de modification significative dans l'effet de groupe sur la ponte.

2° ***Ovariectomie.*** — Dans nos expériences, l'ablation des ovaires n'a pas entraîné de modification visible dans l'effet de groupe, et les rapports sociaux n'en sont pas altérés (*cf.* chap. V), du moins durant les semaines qui suivent l'opération; il n'est pas certain qu'à terme la situation reste inchangée.

3° ***Section de la chaîne nerveuse abdominale.*** — Elle modifie fortement le comportement de ponte (*cf.* chap. IV). Dans nos expériences, ces opérations n'ont pas retenti sur la ponte des compagnes; en la présence d'une dominante à chaîne nerveuse sectionnée, une subordonnée réagit comme devant une Guêpe normale.

4° ***Froid.*** — Un séjour quotidien de 18 heures dans une enceinte à 8° C, qui ralentit fortement l'activité du sujet α, n'amène pas de changement significatif chez la compagne (*cf.* GERVET, 1956); et ce, bien que le comportement et la fécondité du sujet α varient dans de larges limites.

B. — SUR LE SUJET

La section de la chaîne nerveuse abdominale détruit l'enchaînement naturel des actes (*cf.* chap. III); en particulier, l'émission de l'œuf n'est plus coordonnée avec les autres activités. De la sorte, la ponte cesse d'être soumise à l'action normale des stimuli externes. Le comportement, quant à lui, reste cependant soumis à l'influence des compagnes : les essais de ponte persistent ou disparaissent selon la situation sociale. Ceci démontre que le groupe agit sur le *comportement* de ponte (et non sur la physiologie de l'ovaire) (GERVET, 1964; tableau IV).

2° *Influence du facteur* temps *sur les manifestations de l'effet de groupe.*

On a surtout examiné jusqu'à présent les effets immédiats du groupe. Il faut maintenant étudier l'influence du facteur *temps*, et en particulier :

— L'évolution de la ponte en milieu stable, c'est-à-dire les conditions externes étant maintenues inchangées.

— L'influence du passé, surtout en ce qui concerne le rang.

— L'évolution de la sensibilité au groupe au cours de la vie; les caractères de la sociabilité (eurycénie ou sténocénie) sont-ils innés ou acquis ?

— L'influence d'une cohabitation intermittente; l'effet de groupe peut-il se manifester quand la présence de la compagne est discontinue ?

A. — EFFET A TERME

Quand on bloque l'évolution naturelle du nid à un stade donné, par exemple en éliminant le couvain larvaire à mesure qu'il éclôt, on observe généralement que la Guêpe subordonnée cesse de pondre *avant* la femelle α (1). Ceci suggère l'existence d'un *effet à terme* que nous allons essayer d'analyser.

1° Observations. — a) *Digynie.* — Le tableau XXXVI fournit un échantillon des données recueillies au laboratoire; il révèle les faits suivants :

— En général, la ponte du sujet ω tombe, parfois radicalement, après quelque temps de vie commune. Si la Guêpe est alors remplacée, la nouvelle subordonnée montre la même évolution; il paraît difficile de considérer ces coïncidences comme fortuites.

L'observation statistique, on l'a vu, montre cependant que dans les conditions rapportées il est rare que les Guêpes gardent des fécondités comparables durant plus d'un mois.

Une chute simultanée de la ponte des deux Guêpes n'est pas exceptionnelle; plus rarement elle frappe le seul individu α.

— Cet effet à terme n'est pas lié à un épuisement ovarien; on le vérifie par dissection : les ovaires sont bien développés et contiennent des œufs. De plus, certains sujets peuvent par la suite reprendre leur ponte en changeant de situation sociale.

Nous excluons de la présente étude les cas où l'arrêt est dû à un épuisement ovarien banal.

En digynie, on observe ainsi dans la ponte des animaux des changements à terme qui semblent liés à des interactions sociales.

b) *Pliogynie.* — En pliogynie, on l'a vu, le groupe agit d'une manière complexe et la variabilité est grande. Toutefois, s'il est courant, durant la période initiale, d'observer plusieurs Guêpes douées de pontes équivalentes (polygynie vraie), l'observation prolongée montre ensuite une réduction du nombre des sujets très féconds. Les phénomènes sont donc analogues au cas précédent (tableau XXXVII).

Souvent la ponte des divers sujets λ baisse ou s'arrête après quelque temps (15 à 20 jours) de vie en société. Ils peuvent cependant conserver une cadence moyennement développée. En certains cas le sujet α s'arrête de pondre; la fonction de pondeuse peut alors être remplie par l'une

(1) Il y a cependant des exceptions flagrantes. *Cf.* tableau XVII.

TABLEAU XXXVI. — EVOLUTION DE LA PONTE EN DIG

Da	R α	R ω	Da	R α	R ω	Da	R α	R
	$Rtga_5$	$Rtaa_2$		$Rtga_2$	Ra_3		$Rtga_4$	Rt
9-V	3,8	2,8	8-V	3,6	0,8	26-IV	2,6	2
15	6,4	3,6	14	3,4	1,8	8-V	3,8	2
21	7,4	3	19	2,8	1	14	4,4	0
26	7,4	1,8	25	2,6	0,6	19 (2 j)	4	0
1-VI	7,4	2,4	31	1,4	0,6			
7	4,6	2	6-VI	1,4	1,6			Rt
13 (4 j)	4,8	1	12	0,8	0,4			
			18	0,6	1			
			23	0	1			
						21-V	3,8	2
						26	3,8	1
						1-VI	3,2	0
						7 (4 j)	1,5	0
	21	26		35	38			R
29-I	1,8	1,4						
4-II	1,4	1,8	14-III	2,6	1,2			
9	1,6	1,6	20	2,4	1,6	11-VI	2	2
15	1	0,6	27	1,6	2	16	1,2	1
21 (3 j)	1	0,3	2-IV	2,2	1,4	22	1,2	1
			8	1,6	1,4			
			13	1,2	1,8			
			19	0,4	0,4		105	1
			26 (3 j)	0	0			
	152	141				7-VI	1,8	1
						13	2,6	1
						19	3,8	0
						25	3,4	1
8-I	4,6	2,2		275	219	1-VII	1,4	0
14	4,4	0,6				6 (1 j)	3	0
20	4,2	0,4						
26	3,6	0	19-III	1,6	2,6			
31	3,2	0,4	25	3	2		82	
6-II	3,2	0,2	31	1,6	1,4			
12	3,2	0,4	5-IV	1	0,4			
18	3,4	0,4	12	0,8	0			
24 (4 j)	3,5	0,4	18	0,8	0	10-IV	1,6	1
			24	0,6	0	16	0,8	0
						23	0,6	0
						29	0	0
						6-V (3 j)	0	0

LÉGENDE : *cf.* tableaux XXVII et XXXV.

En digynie le sujet ω cesse généralement de pondre avant sa compagne. Dans ces sociétés la ponte du ω s'est arrêtée la première dans 17 cas, celle du α dans 3 et les deux à peu près simultanément dans 5 cas.

Fréquemment le ω a mis fin à sa ponte après 10 à 20 jours seulement de cohabitation.

des compagnes, mais il arrive aussi que toute ponte cesse et que le guêpier se dissolve.

Cette chute à terme n'est pas liée à un épuisement ovarien, comme le prouvent les dissections.

dences moyennes sur cinq jours).

	R			R			R	
Da	α	ω	Da	α	ω	Da	α	ω
	Rtg	*Ra*$_1$		*9*	*19*		*12*	*11*
IV	4	2,2	16-I	3,4	2	1-II	2,6	2
V	3,6	2,2	22	3,4	2,8	7	1,6	2
	4,8	1,6	28	3,6	1,8	13	0,4	1,6
(3j)	4	0,7	2-II	3,2	2	19 (4j)	0,5	1,25 (2)
			8	2,6	2			
		Rtaa$_5$	14	2	2		*42*	*46*
V	4,4	2,2				16-III	3,6	2
	4,6	2,4		*40*	*54*	24	44	2,6
VI (2j)	2	1				29	3,4	1,2
						4-IV	28	0,8
		Rtaa$_6$	20-III	2,4	2,2			
			28	2,6	2,4			*95*
			3-IV	3	1,2			
VI	3,4	1,6						
	1,6	0,4				10-IV	3	3
(1j)	3	0				16	1,2	1
				139	*109*	23 (4j)	0	0
		Rtdal						
							49	*67*
			18-IV	2,8	2,4			
VI	1,6	2,4	24	3	2,2			
(2j)	0	1	29 (1j)	1	0	26-III	3	1,6
						1-IV (2j)	4,5	0
	140	*192*						
								80
				150	*155*			
II	2,4	0,8						
	2	0,2				3-IV	2,4	0
	3	0,8	23-I	1,4	2	9	1,6	0
	3	0	29	1,4	2,2			
(3j)	2,3	0	4-II	1,4	1,6			
			10	1,2	1,4			*98*
	63	*112*	15	1,6	1,4			
			21	1,2	1,4			
			27 (2j)	0,5	0	16	2,2	1,2
						23	0,8	0,4
VI	2,2	1,2				29 (1j)	0	0
VII (2j)	2	0						

2° ***Analyse.*** — Les observations précédentes ne peuvent pas toutes s'expliquer par les différences intrinsèques dans la fécondité des sujets; les dissections prouvent que beaucoup de ces Guêpes ont des ovaires actifs contenant des œufs. La fréquence du phénomène et le fait qu'il frappe surtout les subordonnées (dans un guêpier normal) montrent qu'il est lié à la situation sociale.

a) *Guêpe subordonnée.* — La subordination s'accompagne en général d'une réduction de la ponte et d'un arrêt de l'oophagie différentielle; ces activités, au contraire, sont exercées librement par le sujet α :

Da	R α	R β	R γ	R δ
	1	*2*	*9*	*19*
19-III	0,8	0,4	1,4	0
26	1,8	0,2	1,2	0
1-IV	1,4	0	1	0
6	0,4	0	1,4	0
12	1,8	0	0,5	0
18	2,6	0	0	0
26 (3j)	1,7	0	0	0

Da	R α	R β	R γ	R δ
	159	*184*	*183*	*165*
30-I	1,6	3,2	0	0
5	4,2	3,6	0,2	0
11 (2j)	2,5	5	0,5	0
13	3,6	3	0	—
	159	*199*	*184*	*183*
19-II	3,4	0,8	0,4	0
25 (2j)	3,5	1	0	0

Da	R α	R β	R γ	R δ	R ε
	197	*199*	*195*	*198*	*196*
31-I	2	2,2	0	3,8	0
7-II (2j)	1	1,5	0	2	0
10	1,2	1,8	0	—	0
15	0,25	1	0	—	0
Da	*275*	*219*	*279*	*291*	*283*
19-III	1,6	2,4	0	0	0
25	3	2	0	0	0
31	1,6	1,4	0	0	0
5-IV	1	0,4	0	0	0
12	0,8	0	0	0	0
18	0,8	0	0	0	0
24	0,8	0	0	0	0
30-IV (3j)	0	0	0	0	0

Da (1)	R α	R β	R γ	R δ
	194	*176*	*180*	*172*
7-V	1,2	2	1	0,6
14	3,4	3,8	2,8	1,4
20	5,2	5,4	2,4	2,2
27-VI	5,2	5	0,8	1,2
2	4,8	5,4	0,4	1,4
7	2,4	4,6	0	0
13	2,6	3	0	0
19	2,6	4,2	0,2	0
25	0,8	2,2	0,2	0
1-VII	1,2	3,2	0	0

(1) Le couvain larvaire se développe librement à partir du 2-VI. Le premier operc

LÉGENDE : *cf.* tableaux XXVII et XXXV.

En pliogynie, le nombre des sujets féconds diminue avec le temps. La dissection montre que l'arrêt ne peut être simplement attribué à un épuisement des ovaires.

159 (le 26-IV). Ovaires bien développés. Base encombrée d'ovocytes en dégénérescence.

199 (le 22-IV). Ovaires bien développés; deux œufs.

184 (le 26-II). Ovaires fortement développés. Nombreux ovocytes dégénérant avant leur pleine croissance (taille finale).

183 (le 26-II). Ovaires bien développés. Nombreux ovocytes, dégénérant à un stade précoce (moitié de la taille finale).

160 (le 30-IV). Ovaires fortement développés, contiennent un œuf mûr.

227 (le 30-IV). Ovaires fortement développés. Nombreux ovocytes dans les ovarioles. Les plus grands dégénèrent à un stade avancé.

226 (le 30-IV). Ovaires de taille réduite. Aspect d'ovaire usé : chapelet de petits ovocytes en dégénérescence. Corps gras peu abondants.

205 (le 30-IV). Ovaires de taille réduite. Aspect voisin de ceux de ♀ *226*. Corps gras bien développés.

204 (le 30-IV). Ovaires de taille réduite. Aspect voisin de ceux de ♀ *226*. Corps gras abondants.

198 (le 21-IV). Ovaires réduits. Aspect typique d'ovaires usés. Bases des ovarioles à peu près vides. Deux ovocytes de petite taille près de la chambre terminale. Corps gras abondants.

dences moyennes sur cinq jours).

Da	R α 160	β 198	γ 144
10-II	6,2	3,2	0,6
15	5,4	1,8	0,8
21	4,8	0,8	0,6
27 (1j)	4	0	0

Da	R α 160	β 227	γ 226	δ 205	ε 204
17-III	5	2,4	0	0	0
22	4	1,6	0	0	0
28	3,2	1,6	0	0	0
3-IV	2,8	0	0	0	0
10	2,2	0	0	0	0
16	1,2	0	0	0	0
22	1	0	0	0	0

Da	R α 246	β 240	γ 280	δ 235
15-IV	0,4	1	1,4	0
21	0,8	2	1,4	0
26 (3j)	0,3	2	1	0

Da	R α 123	β 135	γ 54
21-VI	0,4	2	0
27	1,2	2,4	0
3-VII(4j)	0,7	0,25	0

Da	R α 10	β 23	<β 18	<β 7	<β 28
2-II	2	1,2	0	1,6	0,4
8	2,4	1,4	0,2	0,6	0,6
14	1,6	2	0	0	0,2
20 (3j)	1,5	1,3	0	0,3	1

st tissé le 3-VII; il est enlevé aussitôt.

144 (le 28-II). Ovaires de taille moyenne; deux œufs mûrs. Ovocytes peu nombreux.

197 (le 20-II). Ovaires très grands, les ovocytes dégénèrent avant d'arriver à maturité. Corps gras très abondants.

196 (le 20-II). Ovaires de taille moyenne. Ovocytes fortement frappés de dégénérescence.

246 (le 29-IV). Ovaires très grands; quatre œufs mûrs. Ovarioles contiennent de nombreux ovocytes. Corps gras très abondants.

240 (le 29-IV). Ovaires bien développés. Corps gras normaux.

280 (le 29-IV). Ovaires bien développés. Aspect voisin de ceux de ♀ *240*.

235 (le 29-IV). Ovaires de taille réduite. Ovocytes peu nombreux et de petite taille. Bases des ovarioles vides.

275 (le 2-V). Ovaires de grande taille; un œuf mûr. Corps gras normaux.

219 (le 2-V). Ovaires de grande taille; deux œufs mûrs. Assez nombreux ovocytes. Corps gras bien développés.

279 (le 2-V). Ovaires de taille réduite. Les ovocytes dégénèrent à un stade précoce. Bases des ovarioles vides. Corps gras bien développés.

291 (le 2-V). Ovaires très petits. Aspect d'ovaires d'ouvrière. Ovocytes peu nombreux et petits. Corps gras peu abondants.

283 (le 2-V). Ovaires de grande taille; un œuf mûr; un œuf en début de dégénérescence. Nombreux ovocytes plus petits. Corps gras bien développés.

il impose son territoire de ponte, etc. On doit s'interroger sur le rôle de ces facteurs secondaires. Quand nous avons essayé de les annuler (*cf.* tableau XXIV, chap. VI), on a constaté une différence dans l'évolution des comportements (l'oophagie de ♀ *19* persiste, etc.), mais celle-ci n'est pas altérée de façon fondamentale. On a provoqué un *retard* dans la différenciation mais non une inversion.

Ces résultats indiquent que, si l'effet de groupe agit comme un frein et abaisse d'une quantité déterminée la cadence de ponte de la subordonnée, des facteurs secondaires surajoutent leur action et infléchissent l'évolution de la ponte. Ceci explique le défaut de parallélisme entre l'évolution des fécondités chez les sujets α et ω (*cf.* tableau XXXVIII, illustré par la figure 9).

Tableau XXXVIII. — Evolution de la ponte journalière en digynie (cadences moyennes sur 5 jours).

R	♀	*CPo*								
α	*Rtga*$_5$	3,8	6,4	7,4	7,4	7,4	4,6	6,8		
	152	4,6	4,4	4,2	3,6	3,2	3,2	3,2	3,4	2,5
	Rtga$_2$	3,6	3,4	2,8	2,6	1,4	1,4	0,8	2,6	0
	35	2,6	2,4	1,6	2,2	1,6	1,2	0,4	0	0
	Rtga$_4$	2,6	3,8	4,4	4	3,8	3,2	1,5	2	1,2
	Rtg	4	3,6	4,8	4,4	4,6	3,4	1,6	1,6	
	150	1,4	1,4	1,4	1,2	1,6	1,2	0,5		
	T	22,6	25,4	26,6	25,4	23,6	18,2	14,8	9,6	3,7
	M	3,2	3,6	3,8	3,6	3,4	2,6	2,1	1,9	0,9
β	*Rtaa*$_2$	2,8	3,6	3	1,8	2,4	2	1		
	141	2,2	0,6	0,4	0	0,4	0,2	0,4	0,4	0,4
	Ra$_3$	0,8	1,8	1	0,6	0,6	1,6	0,4	1	1
	38	1,2	1,6	2	1,4	1,4	1,8	0,4	0	0
	Rtga$_1$	2,8	2,8	0,4	0	0	0	0	0	0
	Ra$_4$	2,2	2,2	1,6	0,7	0	0	0	0	0
	155	2	2,2	1,6	1,4	1,4	0	0	0	0
	T	14	14,8	10	5,9	6,2	5,6	2,2	1,4	1,4
	M	2	2,1	1,4	0,8	0,9	0,8	0,3	0,2	0,2
D		1,2	1,5	2,4	2,8	2,5	1,6	1,8	1,7	0,7

Légende : *cf.* tableau XXVII.

T : Total des cadences de ponte. — *D* : Différence entre les moyennes observées pour chaque rang. — *M* : Moyenne.

La ponte de la subordonnée chute avant celle de sa compagne α; la différence *D* croît rapidement, puis diminue ensuite quand la ponte du dominant baisse à son tour.

On a parfois extrapolé la cadence de sujets subordonnés devenus stériles; l'observation montre, en effet, que la ponte ne reprend pas tant que les conditions sociales restent inchangées. Une telle extrapolation est au contraire impossible quand la cadence est supérieure à 0. C'est pourquoi la dernière colonne comporte un plus grand nombre de valeurs pour les subordonnées que pour les dominantes.

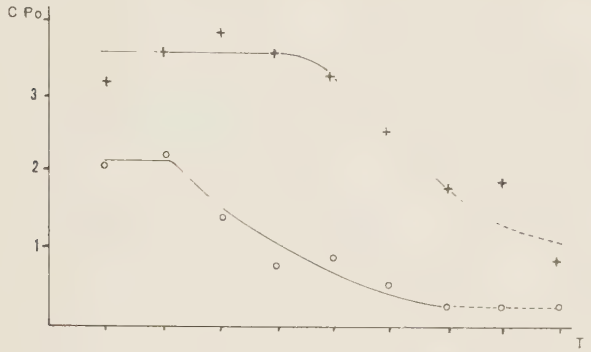


FIG. 9. — *Evolution de la ponte journalière en digynie* (cadences moyennes sur cinq jours).

LÉGENDE :

cpo : cadence moyenne de ponte durant la période de 5 jours considérée;
t : temps, par période de 5 jours;
les points + correspondent aux sujets α;
les points o correspondent aux sujets ω.

La partie de la courbe représentée en pointillés (---) correspond aux dernières périodes durant lesquelles les valeurs moyennes sont établies sur un plus petit nombre d'observations.

On observera que l'ovosorption, dont les ovaires de la subordonnée sont le siège, ne retentit pas d'une manière décisive sur la motivation (*cf.* chap. IV).

b) *Guêpe dominante.* — On observe de la même manière une chute et un arrêt de la ponte chez certains sujets α. Ce phénomène est fréquent lorsqu'on associe *arbitrairement* les sujets. Dans les guêpiers où les relations entre sujets sont *floues* (chap. V), la ponte du dominant est, très souvent, affectée à terme.

On doit en conclure que la *forme* des rapports sociaux retentit profondément sur l'évolution de la ponte. La régulation monogynique n'est pas simplement déterminée par un phénomène de dominance sociale; il est possible que la position subordonnée joue surtout à la manière d'un frein. On comprend dès lors la grande variabilité, due à des facteurs secondaires contingents.

B. — INFLUENCE DE LA SITUATION SOCIALE ANTÉRIEURE

On a, jusqu'à présent, considéré l'effet de groupe exclusivement en fonction du milieu social actuel; on doit maintenant chercher à déceler une influence possible du passé de l'animal, et tout d'abord de la situation sociale occupée avant l'expérience.

D'une façon générale, la cadence de ponte, modifiée par un effet de groupe (dans un sens quelconque), *tend* à reprendre sa valeur initiale quand cet effet disparaît; à chaque situation sociale correspond une

ponte déterminée (*cf.* tableaux XXXV, XXVI) indépendante du passé de l'animal.

Toutefois, cette valeur d'équilibre n'est atteinte qu'après un retard, parfois important. A la limite, il est possible que certains sujets qui ont cessé de pondre en position ω ne retrouvent plus leur cadence initiale, voire restent inféconds.

L'accroissement de la ponte est moins brutal que la baisse; ainsi, quand une Guêpe prend le rang α, la valeur d'équilibre est d'ordinaire atteinte en 2 ou 3 jours. Le développement de la ponte, au contraire, demande 5 à 10 jours pour le sujet qui devient dominant. On note d'ailleurs d'importantes variations : ainsi la Guêpe ♀ *14* n'a réagi à la position subordonnée qu'après un retard de près de 10 jours.

La durée de la situation sociale antérieure peut influencer le retard observé dans la reprise de la ponte : une femelle α retrouve d'autant plus vite sa cadence que son passage dans un rang subalterne est plus bref. On peut néanmoins ériger en règle le principe de la réversibilité.

Mais on doit souligner la complexité du problème. Ainsi une Guêpe qui retrouve, à quelques jours d'intervalle, la même situation sociale, peut réagir différemment (tableau XXXIX). Ceci illustre la difficulté de l'expérimentation et le caractère arbitraire des interprétations tant que le problème n'est pas correctement posé.

Tableau XXXIX. — Ponte et situation sociale. Influence de l'histoire de la guêpe

♀ *411*				♀ *421*			
Da	*Du*	*Hié*	*CPo*	*Da*	*Du*	*Hié*	*CPo*
15-VI-1960	5	411 > 466	2	25-V-1960	11	421 > 455 > 422	1,6
21	4	*411*	1,7	7-VI	4	448 > 421	0,25
25	3	411 > 423	2,3	11	3	448 > *421* > 422	0
29	2	411 > 469	1,7	15	3	448 > 421 > 422 > 447	2,3
4-VII-1960	5	456 > 411	0,4	18	2	*421*	0
11	5	*411*	0	21	4	421 > 447	2
18	3	411 > 466	0	25	6	448 > *421* > 422	2,3
21	2	*411*	0,5	4-VII	5	448 > 421 > 423	1,2
				11	5	456 > 408 > 421	0

Légende : *cf.* tableaux XXXIII et XXXV.

Des sujets placés à plusieurs reprises dans la même situation sociale (♀ *411* le 4-VI, le 11-VII et le 21-VII; ♀ *421* le 11-VI et le 25-VI), ne retrouvent pas la même ponte. Ce cas est rare.

C. — SENSIBILITÉ AU GROUPE ET FACTEUR TEMPS

On a reconnu l'existence de deux catégories de sujets : les sténocènes, dont la ponte exige la vie en société et les eurycènes, plus indépendants, qui peuvent pondre en l'absence de compagne. La sténocénie est-elle un caractère inné ou acquis ?

Il y a certainement, à la base, des différences de nature entre ces catégories, mais nous n'excluons pas que des facteurs immédiats puissent intervenir dans l'expression de leurs qualités propres.

*1° **Influence des positions sociales antérieures.*** — La réaction d'un sujet à l'isolement n'est pas déterminée par le rang immédiatement antérieur (*cf.* tableau XXXIV). Mais ne serait-elle pas liée à la situation sociale occupée durant une période déterminée ?

Deux points ont été examinés particulièrement :

a) L'influence de la position sociale au début de la période fertile (réaction du type *empreinte*). — Un animal en position α dès le début de sa vie reproductrice peut, par la suite, se révéler indifféremment eurycène ou sténocène.

b) L'influence d'une position sociale occupée durant une période prolongée. — Au cours d'expériences, certains sujets ont gardé longtemps (20 à 30 jours) leur position sociale initiale; d'autres, au contraire, ont subi de fréquents changements. Ces différences de traitement n'ont pas eu d'action significative.

En fait, nous n'avons pu relier la sténocénie ou l'eurycénie à aucun caractère net concernant les rangs précédemment occupés.

*2° **Influence de l'âge.*** — Dans nos observations, le sujet sténocène se révèle tel *dès le début* de sa vie reproductrice. Nous n'avons noté aucun cas indiscutable de passage d'un type de comportement à l'autre.

Il ne semble pas que la sténocénie soit liée à une plus faible motivation de ponte. En effet, en position α, les pontes journalières de sujets eurycènes et sténocènes ne diffèrent pas significativement (tableau XL).

Tableau XL. — Cadences de pontes, en position α, de sujets eurycènes et sténocènes

	♀	1	2	140	411	412	423	426	443	453	458	466	477	*M*
E	*CPo*	2,4	2,1	2,7	2	1,4	1,4	1,8	3,1	1,2	4	1	1,8	2,1
S	♀	89	407	408	425	427	441	444	452	485				*M*
	CPo	2,4	3,3	4,6	1,6	2,3	2,7	2,9	2,7	2,7				2,8

Légende : *cf.* tableau XXV.

E : Sujets eurycènes. — *S* : Sujets sténocènes.

Les moyennes sont voisines. Le calcul statistique (coefficient F de Snedecor) montre que la différence n'est pas significative.

Source de variation	*Somme des carrés*	*Degré de liberté*	*Carré moyen*
Entre groupes	28	1	28
Erreur	11 165	19	59
Total	11 193	20	

F = 0,5.

Toutefois, la Guêpe vieillissante, ou peu féconde, est plus sensible au groupe, mais ceci fait partie d'un phénomène très général.

Conclusions. — En l'état actuel de nos connaissances, nous considérons la sténocénie comme une tendance congénitale qui limite les manifestations de la vie reproductrice. Si cette tendance était acquise au cours de la vie imaginale, l'acquisition n'aurait pu se faire qu'avant le début de la période reproductrice.

D. — EFFET D'UNE COHABITATION INTERMITTENTE

Selon Grassé (1958), « Pour que les effets de groupe se manifestent, il faut que les animaux demeurent en étroit rapport sensoriel; que l'individu subisse l'action d'une façon quasi continue de son semblable qui demeure dans son champ sensoriel ». On a recherché dans quelle mesure l'effet observé chez le Poliste peut être exercé par une action intermittente du « semblable ».

Le problème fut sondé au moyen de deux séries d'expériences portant sur des modifications sociales biquotidiennes, ou moins fréquentes.

1° Changements biquotidiens de milieu social. — La Guêpe n'a de compagne que durant la moitié de la période quotidienne d'activité (« jour », *cf.* Introduction), c'est-à-dire 3 heures par jour dans le cas présent.

Les résultats des deux types d'expériences sont résumés dans le tableau XLI.

a) *Sujet sténocène tour à tour seul et en position* α (♀♀ *476-485*).

La présence d'une subordonnée durant la moitié de la période d'activité permet au sujet α de continuer à pondre. La cadence journalière semble légèrement plus faible que dans le cas normal (♀ 476 : 2,5 ω/j, contre 3 ω/j; ♀485, 2,75 ω/j contre 3 ω/j); mais elle contraste fortement avec la ponte — nulle — d'un animal totalement privé de compagne.

La ponte ne diffère pas nettement selon que la Guêpe compagne est présente au début ou à la fin des périodes d'activité.

La ponte n'est pas seulement localisée dans la période où la Guêpe est accompagnée, mais se répartit dans les deux moitiés de la journée.

b) *Sujet eurycène tour à tour seul et en position* ω (♀ *453*). Quand l'effet de groupe ne s'exerce que pendant la moitié de la journée, le sujet eurycène ♀ *453* se montre moins affecté que dans le cas normal; il cesse en effet rapidement de pondre quand la présence du dominant est continue.

2° Changements moins fréquents. — On connaît l'importance des cycles de 24 heures dans le comportement de la Guêpe (*cf.* chap. I); nous avons vu cependant qu'il y a un temps de latence, variable, dans la réponse des sujets. Il convient dès lors de rechercher si l'effet de

TABLEAU XLI. — ACTION SUR LA PONTE D'UN CHANGEMENT BIQUOTIDIEN DE MILIEU SOCIAL

♀ 476					♀ 485					♀ 453				
Date	*N*	*Hié*	*Po*	*CPo*	*Date*	*N*	*Hié*	*Po*	*CPo*	*Date*	*N*	*Hié*	*Po*	*CPo*
1-13-VII-60 (1)	Divers.	476> ♀	21	3	7-VII-1960	11-60	485>480	3	3	18-VII-1960	9-60	453	2	
14	24-60	476	2		8			3		19			2	
15			0		11		485	2		20			1	1,4
18	24-60	476	0		12			0		21			1	
	22-60	476> 433	1		13			0		22			1	
					14			0						
19			2		15			0		25	13-60	474>453	2	
			1									453	1	
20			2		18		485>474	2		26			0	
			0				485	0					1	
21			2	2,5	19			1		27			2	
			0					0					0	
22	24-60		1		20			4	2,8	28			3	1,8
			2		21			2					0	
25		476	1					1		29			1	
26			0		22			3					0	
27			1		23		485	1		30			1	
28			0	0,3			485	2					0	
29			0		25		485>474	1		2-VIII-1960	26-60	482>453	1	
30			0					1		3			2	
					26			1		4			0	
2-VIII-1960	4-60	444>476>451	1					1		5			0	
3		451> 448	2		27			3						
4			2					3	2,7					
5			2	2	28			0						
6			2					3						
7			2		29			1						
8			2					0						
					30			1						
					2-VIII-1960		485>477	3						
					3			2						
					4		485	4						

(1) Seuls sont comptés les 7 jours où la Guêpe est en position α.

LÉGENDE : *cf.* tableaux XXV, XXXIII.

Po : Ponte; nombre d'œufs pondus à la date indiquée.

Les accolades indiquent que l'animal ne reste pas dans la même situation sociale durant toute la période quotidienne d'activité; la première ligne correspond aux 3 premières heures et la deuxième à la seconde moitié de cette période.

groupe peut être durablement entretenu par des stimulations plus espacées.

L'action d'une compagne présente seulement un jour sur deux (voire sur trois) suffit-elle à entretenir l'effet de groupe ? Nous l'avons recherché sur les deux types d'expériences suivants :

— un sujet sténocène est tour à tour seul et en position α;

— un sujet eurycène est tour à tour seul et en position ω.

a) *Cas du sujet sténocène.* La présence discontinue d'une compagne agit sur le sténocène α; mais son effet est fugace : on n'observe pas un effet de groupe entretenu. Par ailleurs, cette forme atypique d'association pourrait laisser des séquelles lors du retour à une société normale.

b) *Cas du sujet eurycène.* L'expérience, réalisée sur un sujet eurycène doué d'une très faible fécondité en position ω (2 œufs en 8 jours), montre un effet légèrement moindre que dans le cas d'une cohabitation continue. Mais on note qu'avec le temps l'animal tend à réagir en ω plutôt qu'en *Guêpe seule* ou d'une façon intermédiaire.

CONCLUSIONS

Quand, en digynie, on prolonge expérimentalement l'absence de la Guêpe compagne, on observe une tendance à l'atténuation de l'effet de groupe. Celle-ci est bien plus sensible lorsque, pour une même durée de cohabitation, le rythme des absences est égal ou supérieur à 24 heures. Dans le cas d'un rythme biquotidien, on ne décèle pas de différence significative, selon que la Guêpe se trouve sans compagne le matin ou l'après-midi.

Le sténocène réagit bien plus vivement que l'eurycène, manifestant ainsi sa plus grande sensibilité au groupe. Ceci explique, au moins en partie, la dissolution de guêpiers où l'incompatibilité des femelles amène trop souvent la Guêpe α à se trouver seule au nid.

Ces quelques sondages ne permettent pas l'analyse des phénomènes. Nous soulignerons simplement deux faits :

a) l'action du groupe n'est pas proportionnelle au temps;

b) le phénomène s'inscrit dans un cycle *quotidien* d'activité.

3° Dissociation entre dominance et effet de groupe.

En quelques cas, rarissimes au demeurant, on note une dissociation, au moins temporaire, entre le sens des relations de dominance et celui de l'effet de groupe. Ainsi, un sujet eurycène peut pondre davantage en position ω que lorsqu'il est seul; on notera cependant que l'effet à terme est resté du type habituel (Gervet, 1962; tableau IX).

La variation de la ponte ne constitue donc pas une conséquence directe des scènes de dominance. S'il existe une corrélation très significative entre le sens de l'effet de groupe et celui des relations sociales,

elle ne saurait représenter un lien de causalité : l'effet peut apparaître sans la « cause » prétendue. Ces deux propriétés refléteraient normalement la même modification centrale, mais il existe une certaine indépendance entre elles.

B. — ANALYSE DE L'EFFET DE GROUPE

L'ensemble de nos informations sur l'effet de groupe dans le guêpier polygyne se ramène à deux observations fondamentales :

a) Si une Guêpe non dominée (α ou seule) devient subordonnée dans un guêpier, sa ponte se maintient ou baisse, *mais elle n'augmente pas.*

b) Si une Guêpe n'exerçant aucune dominance (ω ou seule) devient dominante dans un guêpier, sa ponte se maintient ou augmente, *mais elle ne baisse pas.*

En corrélation avec la dominance sociale, le groupe produit donc deux effets contraires : la compagne exerce une action *dépressive* quand elle domine le sujet et une action *excitatrice* quand elle lui est subordonnée.

La fécondité d'une Guêpe s'exprime donc sur trois modes et l'on peut écrire :

Ponte de l'α ⩾ ponte de la Guêpe seule ⩾ ponte de l'ω.

Les actions dépressive et excitatrice ne dépendent, en première approximation, ni du nombre des compagnes ni de leurs caractères individuels. Evaluées par comparaison des pontes avec celle d'une Guêpe seule (sauf pour les sténocènes; la comparaison n'aurait aucun sens pour le problème qui nous occupe), elles entraînent des variations d'amplitudes comparables (tableau XLII). L'action excitatrice cependant, sans doute pour des raisons de physiologie ovarienne, reste plus lente à se manifester. On soulignera à ce propos que, quelle que soit l'action excitatrice, l'animal ne pond normalement pas la totalité des œufs produits par ses ovaires (*cf.* chap. I).

La ponte du sujet λ montre que l'effet résultant des deux actions n'est pas leur somme algébrique. Toutes choses égales d'ailleurs, un λ de haut rang pond davantage qu'un bas λ. Toutefois, la variabilité des observations appelle une confirmation et une étude plus approfondie.

Les exigences particulières du sujet sténocène semblent relever d'un phénomène différent.

III. — INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Le sens de l'effet de groupe est corrélatif de celui des rapports sociaux. Cependant, les rapports sociaux ne paraissent pas influencer de manière simple la ponte des divers sujets.

Tableau XLII. — Comparaison de l'intensité des actions dépressive et excitatrice

Action dépressive				Action excitatrice			
	CPo				*CPo*		
♀	S	ω	d	♀	α	S	d
86	1,4	0,7	0,7	*1*	3,5	2,4	1,1
144	2,6	0,9	1,7	2	3	2,6	0,4
412	1,3	0	1,3	*3*	3	1	2
423	1	0	1	*129*	2	1	1
453	1,4	0,5	0,9	*140*	2,7	2,7	0
477	2,2	0,2	2	*411*	2,5	1,5	1
481	3	0	3	*412*	2,5	1,5	1
				415	2,2	1,2	1
				423	1,5	1	0,5
				426	1,8	1	0,8
				443	4	2	2
				452	2,7	1,2	1,5
				453	1,5	1	0,5
				458	3,5	1	2,5
				477	2,5	2,2	0,3
				482	2,5	1	1,5
M	1,8	0,3	1,5	*M*	2,6	1,5	1,1

Légende :

♀ : Matricule de la Guêpe. — *CPo* : Cadence journalière de ponte. *S* : guêpe seule; ω : guêpe ω (en digynie); α : guêpe α (en digynie); *d* : différence, elle mesure l'intensité de l'action dépressive ou excitatrice. — *M* : Moyenne pour l'ensemble du lot.

L'étude statistique (calcul du F de Snedecor) ne montre pas de différence significative entre les intensités des actions dépressive et excitatrice mesurées par les valeurs de *d*.

Source de variation	*Somme des carrés*	*Degrés de liberté*	*Carré moyen*
Variation entre groupes.....	10	1	10
Erreur	3 845	21	18

$F = 0{,}56$; $P \gg 0{,}05$.

1° Nature de l'effet de groupe.

L'effet de groupe influence avant tout le comportement de ponte et non la physiologie de l'ovaire : il modifie la réactivité de l'animal aux situations capables d'agir sur la ponte.

On peut imaginer que les trois modes d'expression de la fécondité correspondent à trois niveaux du seuil de sensibilité aux stimulations.

Le groupe aurait pour effet de cristalliser à l'un d'eux la réactivité de l'animal.

Les actions excitatrice et dépressive agissent à un haut niveau

d'intégration et non sur des réactions élémentaires : l'animal modifie spontanément ses seuils de sensibilité en fonction d'une situation apprise.

Ce haut niveau explique que d'autres comportements — comme l'oophagie différentielle — soient également affectés. La scène de dominance — élément le plus frappant pour l'observateur — n'est que le reflet d'une différenciation des sujets. Elle exprime avant tout un *rituel de rencontre*; ses répétitions multipliées ont valeur d'activités superfétatoires. Selon nous, la scène de dominance ne constitue pas le médiateur de l'effet de groupe.

Il en résulte que le caractère contingent du comportement spontané permet une grande variabilité dans la réponse. L'effet de groupe, chez le Poliste, peut difficilement être regardé comme une réaction automatique à un simple stimulus significatif.

2° *Apparition de l'effet de groupe.*

Tant que les femelles ne se connaissent pas, c'est-à-dire tant qu'elles n'ont pas établi des relations de dominance entre elles, l'effet de groupe n'est pas visible. La différenciation naît du combat, mais un combat sans différenciation reste sans effet. De plus, la Guêpe ne réagit au groupe qu'au sein d'un guêpier.

Ceci suggère que l'effet de groupe met en jeu des schémas réactionnels spécifiques, donc étroitement liés à la structure éthologique de la Guêpe.

La réaction à la compagne, traduite par l'effet sur la ponte, résulte de l'acquisition d'un état réactionnel nouveau.

En ce qui regarde l'action dépressive, l'inhibition de la ponte introduit chez la subordonnée un état de tension, qui s'exprime d'abord par des oscillations dans la ponte journalière et, à terme, par son arrêt total.

On observe donc, initialement, un état d'équilibre métastable; l'inhibition, jouant tout d'abord comme un simple facteur limitant, conduit ensuite la Guêpe à la stérilité.

Ce mécanisme nous est notamment suggéré par l'évolution de l'*oophagie différentielle* chez la subordonnée. L'extinction de ce comportement suit en effet un rythme qui fait intervenir un élément mnémonique greffé sur les cycles quotidiens d'activité (tableau XLIII).

Tout se passe comme si chaque destruction d'œuf, rétroactivement, diminuait l'intensité des attaques ultérieures au cours de la journée (ce qui peut déterminer des *comportements oscillants* ou de type *Buridan*; Deleurance, 1957).

Le lendemain, le souvenir qui subsiste (en partie) s'ajoute à l'effet rétroactif; de la sorte, l'oophagie n'intéresse que les tout premiers

Tableau XLIII. — Disparition de l'oophagie différentielle chez la Subordonnée (sujet ω en digynie).

♀ *Rtg p. b. q.*			♀ *Ra*$_3$ *con.* ϑ		
Date	*Po* α	*Oo* β	*Date*	*Po* α	*Oo* β
10-II-1955	1er 2e 3e 4e	*Détruit.* Respecte. Respecte. *Détruit.*	6-XII-1954	1er 2e 3e	*Détruit.* *Détruit.* Respecte.
11-II	1er 2e	Respecte. Respecte.	7-XII	1er 2e 3e	*Détruit.* Respecte. Respecte.
12-II	1er	*Détruit.*	8-XII	1er 2e	*Détruit.* Respecte.
13-II	1er 2e	*Détruit.* Respecte.	9-XII	1er 2e	Respecte. Respecte.
15-II	1er 2e 3e	*Détruit.* Respecte. Respecte.			
16-II	1er 2e 3e	Respecte. Respecte. Respecte.			

Légende :

Po α : Œufs pondus par le sujet α. — *Oo* β : Oophagie différentielle du sujet β. On indique si celui-ci détruit ou respecte l'œuf de sa compagne.

Le tableau montre l'extinction progressive de l'oophagie différentielle chez deux sujets β en digynie; il illustre à merveille les particularités de l'acquisition chez le Poliste (et chez l'Insecte).

— Durant quelques jours la Guêpe détruit les premiers œufs rencontrés chaque matin; les suivants sont plus souvent respectés : quand les Guêpes ont rencontré deux œufs ou plus, le premier a été détruit dans 6 cas, le second ne l'a été qu'une seule fois. Il y a donc une acquisition, limitée à la journée, impliquant un phénomène de mémoire.

— L'acquisition est rétroactive : chaque oophagie provoquerait une modification de l'état réactionnel qui s'oppose à la réalisation de la même réaction face à la même situation stimulante.

— L'acquisition se dissout, plus ou moins complètement, d'un jour à l'autre.

Si la dissolution est presque totale l'acquisition reprend comme la veille.

Si la dissolution est incomplète, l'animal peut détruire le premier œuf mais le respect est plus rapidement acquis. Après quelques jours, les éléments d'acquisition qui passent d'un jour à l'autre suffisent à empêcher toute destruction d'œuf.

Le caractère progressif de l'acquisition, visible sur le tableau, est plus apparent encore pour l'observateur; en effet, on note une modification graduelle dans la forme du comportement oophagique : la destruction peut devenir lente, hésitante, incomplète, etc. Ces formes, intermédiaires entre l'oophagie franche et le respect, rappellent les comportements *oscillants* ou de *type Buridan* décrits par Deleurance (1957).

œufs. Bientôt, la sommation des souvenirs est telle qu'elle s'oppose au déclenchement de l'oophagie : la Guêpe respecte alors tous les œufs de sa compagne.

En ce qui concerne l'action excitatrice, l'absence de tension expliquerait le caractère uniforme de la réaction et sa stabilité.

3° Entretien de l'effet de groupe.

Nous n'avons pu relier l'entretien de l'effet de groupe à aucune manœuvre particulière de la compagne et, notamment, pas avec l'intensité ni la fréquence des scènes de dominance. Celles-ci apparaissent comme des contacts rituels sans effet spécifique sur les autres activités.

L'entretien est lié à l'ensemble de la situation stimulante et non à une stimulation spécifique (1). Une fois apparue, la différenciation

Tableau XLIV. — Ponte et situation sociale de la Guêpe ♀ *17*

Date	*Hié*	*Po*	*CPo*	*N*
6-II-1957	*17* > *31*	4		6 A
7		3		
8		3	4	
9		6		
11		4		
12	*2* > *17*	3		3 A
13		4		
14		0		
15		1		
16		0		
18		0	0,8	
19		0		
20		0		
21		0		
22		0		
23	*31* > *17*	2		6 A
25		1		
26		0		
27		2		
28		3		
1-III		0	0,8	
2		0		
4		0		
6		0		
7		0		
8	*17* > *32*	1		5 A
9		1		
11		2	1,5	
13		2		

Légende : *cf.* tableaux XXII, XXXIII et XLI.

Lors d'un changement de nid et de population, la Guêpe ♀ *17* a repris (temporairement) sa ponte sans changement de rang : le maintien de l'effet de groupe n'est pas lié uniquement à la position subordonnée.

On soulignera le parallélisme dans l'évolution des pontes pour chaque période. Le changement de milieu social (le 23-II) a servi de prétexte à un retour à la situation antérieure (12-II). La Guêpe doit acquérir à nouveau la réaction traduite par l'arrêt de sa ponte.

(1) Cette possibilité constitue une illustration de la loi de pluralité des stimuli (Grassé, 1942, 1956).

persiste, tant que le milieu n'est pas modifié (acquisition de type *empreinte*).

Certaines variations du milieu éthologique (changement de compagne ou de nid, apparition d'ouvrières...) peuvent donner lieu à une modification — temporaire ou durable — de l'effet de groupe (tableau XLIV). Ceci semble lié au caractère syncrétique des réactions acquises.

Enfin l'entretien doit être quotidien.

4° *Cas du sujet sténocène.*

Le sténocène ne réagit au nid qu'en présence de compagnes membres du guêpier. Il rappelle l'Abeille ou le Termite qui ne peut manifester d'activité sociale qu'en présence de la colonie.

Quand il s'intègre au guêpier, il est sensible à l'effet de groupe tout comme l'eurycène.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

— Dans une société polygyne, chaque Guêpe est à l'origine d'un effet de groupe — excitateur ou dépressif — frappant la ponte de ses compagnes. Dans le cas simple de la digynie, le sens de l'effet — quand celui-ci est visible — est étroitement lié à la position sociale, dominante ou subordonnée.

— La valeur de chacun de ces effets, mesurée par comparaison avec la Guêpe seule, semble du même ordre de grandeur. On soulignera la généralisation de l'action à toutes les Guêpes occupant la même position sociale : l'effet de groupe n'est pas modifié par un changement de compagne sans changement de rang.

Ces conclusions restent valables en pliogynie; mais la multiplicité des facteurs peut masquer l'effet sur la ponte des divers individus.

— *La compagne ne constitue pas seulement une source particulière de stimulations spécifiques déclenchant des réactions immédiates (scènes de dominance, trophallaxie...) ; son influence se fait sentir à un niveau central et modifie profondément l'état réactionnel. Cette propriété serait générale pour les phénomènes relevant de l'effet de groupe.*

Il s'ensuit que plusieurs activités sont frappées corrélativement, en particulier la ponte et l'oophagie différentielle. Le caractère central du phénomène expliquerait la variabilité dans la réaction.

— En ce qui concerne la ponte, l'action peut se représenter sous la forme d'une variation dans les seuils de sensibilité aux situations capables de la déclencher.

— L'effet de groupe est lié à des phénomènes d'apprentissage d'un

type fréquent chez l'Insecte. Pour l'action dépressive, on discerne deux étapes :

Le combat de différenciation provoque une brusque variation du seuil de sensibilité (acquisition de type *empreinte*).

Dans un climat de tension sociale, lié à l'inhibition (situation de conflit), l'animal « apprend », rétroactivement, à ne plus pondre.

L'action excitatrice ne présente que la première étape : l'animal, en effet, pond librement sans être soumis à une tension sociale.

— La persistance de l'effet de groupe est liée à la perception, chaque jour répétée, d'une situation stimulante dont un élément primordial est porté par la compagne. Une fois acquise, la réaction est « conditionnée » à une situation syncrétique et reste très stable.

— Quel que soit l'effet de groupe, l'animal ne pond pas la totalité des œufs produits chaque jour par ses ovaires. De la sorte, la ponte d'un sujet, dominant, seul ou subordonné, peut être accrue par voie sensorielle périphérique.

— Certains sujets, dits *sténocènes,* ne réagissant au nid (et par conséquent ne pondent) que lorsque celui-ci est habité. La situation n'est significative qu'en présence de divers éléments dont certains doivent être portés par une compagne. S'agit-il d'un effet de groupe ?

Cette exigence de compagne est souvent liée à des exigences impérieuses concernant la position sociale.

— L'effet de groupe détermine une *régulation sociale* (Grassé, 1952) tendant à la spécialisation d'une seule Guêpe comme *pondeuse principale.*

— Le rôle prépondérant de l'*effet de groupe* n'exclut pas l'influence de facteurs secondaires et notamment d'une action physiologique en retour. Cette action doit faire l'objet d'une étude ultérieure.

Appendice.

COMPARAISON AVEC LES PHÉNOMÈNES OBSERVÉS CHEZ LES VERTÉBRÉS

On a déjà comparé (chap. VII) la dominance observée chez le Poliste avec celle qui existe dans diverses sociétés de Vertébrés; malgré la différence de niveau biologique, les phénomènes nous ont semblé voisins.

A l'occasion de nos observations sur la ponte, on a voulu comparer les relations entre hiérarchie sociale et activité reproductrice, d'une part chez les Vertébrés (surtout Oiseaux) et dans la société de Poliste, par ailleurs.

Chez le Poliste, l'effet étudié concerne la ponte; chez les Vertébrés deux aspects de la vie reproductrice ont été considérés par les auteurs :

— Pour les femelles d'Oiseaux : la ponte.

— Pour les deux sexes, mais surtout chez les mâles, la fréquence des accouplements.

En étudiant l'influence de la dominance sur ces deux activités, on a trouvé des ressemblances notables avec les phénomènes observés chez le Poliste.

1° ***Action dépressive.*** — Dans diverses sociétés d'Oiseaux (notamment chez la Poule domestique), la hiérarchie sociale se traduit, pour la subordonnée, par une chute de la ponte (*cf.* Sanctuary, 1932; Guhl, Warren et Payne, 1944; Allee, 1952). Celle-ci repart si on enlève les sujets dominants. Ces animaux sont donc à l'origine d'une action dépressive.

Le décompte des copulations effectuées par les divers mâles donne lieu à des remarques voisines; les phénomènes semblent même plus prononcés (Guhl et Warren, 1946; Scott, 1942; Collias, 1944) : la plupart d'entre elles, voire toutes, sont réalisées par le sujet α (1); la différenciation sociale est donc plus accentuée que pour la ponte.

En certains cas, enfin, les mâles inhibés seraient « physiologiquement castrés » de façon durable; ils restent incapables de s'accoupler après le départ du sujet α. La dominance aurait donc parfois une influence irréversible (Guhl, Collias et Allee, 1945).

Chez les femelles d'Oiseaux, la dominance sociale peut être à l'origine d'une action dépressive réversible, frappant la ponte du subordonné. Une action du même type, intéressant la fréquence des accouplements, s'observe généralement chez les mâles.

La dominance s'accompagne donc d'une action sur les manifestations reproductrices, analogue à celle que l'on a notée dans la société polygyne de Poliste.

2° ***Action excitatrice.*** — Une action de ce type a rarement été signalée chez les Vertébrés. Rappelons seulement que, selon Fraser Darling (1952), le buffle d'eau asiatique ne s'accouplerait que s'il domine au moins un autre mâle. Il existe donc une analogie *dans les observations* avec ce que l'on observe chez le Poliste.

3° ***Mécanisme de l'effet de groupe.*** — Ignorant à peu près complètement le mécanisme de l'effet de groupe chez le Poliste et le connaissant mal chez les Vertébrés, nous ne pouvons guère faire une comparaison approfondie ! On se bornera donc à quelques remarques tout à fait élémentaires.

Chez le Poliste, l'action dépressive s'exerce essentiellement par effet de groupe; les autres mécanismes éventuels n'auraient, tout au plus, qu'une influence tout à fait secondaire. Chez les Vertébrés, surtout pour les mâles, d'autres facteurs prendraient une plus grande importance : empêchement direct (Guhl, Collias et Allee, 1945), action de punitions répétées, action trophique, etc.

Les phénomènes de dominance chez les Vertébrés ont été considérés (Ginsburg, Benson et Allee, 1945) comme se rapprochant des phénomènes d'apprentissage par conditionnement; le combat interviendrait comme punition pour créer et entretenir la position subordonnée; cette position correspond à une modification générale de l'état réactionnel impliquant, en particulier, une inhibition de l'activité reproductrice (*cf.* aussi chap. VI).

Chez le Poliste, on note des phénomènes de nature comparable mais adaptés aux caractères du comportement chez l'Insecte. Ainsi, l'acquisition est du type *empreinte :* l'effet de groupe persiste tant que la situation éthologique n'est pas modifiée. De plus, la réaction acquise est syncrétique; le maintien est assuré par une situation globale et non spécifiquement par les manœuvres de la compagne (*contra* Pardi), au contraire de ce qui se passerait (?) chez les Vertébrés.

Conclusions. — Sur le plan de l'observation, on note un parallélisme certain entre les phénomènes observés chez les Vertébrés et dans le guêpier de Poliste. Les relations de dominance s'accompagnent, dans les deux cas, d'une régulation sociale tendant à attribuer à l'individu α une part prépondérante de l'activité reproductrice exercée dans la société.

Les mécanismes — pour l'heure mal connus — mettraient en jeu des acquisitions de types voisins; les différences tiendraient avant tout aux caractères propres du comportement chez l'Insecte.

(1) Toutefois, la portée des phénomènes varie fortement suivant les espèces.

CHAPITRE VIII

MÉCANISME DE LA MONOGYNIE FONCTIONNELLE

Au terme de notre analyse, nous sommes maintenant en mesure de présenter une interprétation globale de la monogynie fonctionnelle; celle-ci, en particulier, rend compte des contradictions qui apparaissent, de prime abord, lors des observations et des expériences.

Fondamentalement, la régulation monogynique est déterminée par une seul mécanisme : l'*effet de groupe*. Frappant différentiellement les divers membres du guêpier, il atteint certaines activités reproductrices, notamment la ponte et l'oophagie différentielle; celles-ci se trouvent fortement réduites chez les sujets subordonnés.

La différenciation qui en résulte est particulièrement radicale quand le guêpier ne comporte que deux fondatrices *(digynie)*. Quand le nombre des sujets s'accroît *(pliogynie)*, l'effet de groupe présente des modalités plus variées; ses conséquences sur la ponte de certaines subordonnées sont moins sévères.

Enfin, cette influence de la compagne dominante n'est pas liée à une plus forte fécondité : la Guêpe de rang α peut être très peu fertile.

A cet agent primordial se superposent deux autres séries de facteurs qui règlent les modalités pratiques revêtues par la monogynie fonctionnelle. La pluralité de ces facteurs explique la variabilité des observations.

I. — FACTEURS INTRINSÈQUES

Ils sont liés aux qualités propres des divers animaux.

1° Fécondité.

On a déjà insisté sur ses variations d'un individu à l'autre (*cf.* Introduction). On conçoit aisément que la forme revêtue par la monogynie fonctionnelle dépende largement des fécondités respectives de la pondeuse principale et de ses auxiliaires. A la limite, on peut observer un individu α stérile entouré d'auxiliaires fécondes. Mais, dans

tous les cas, la cadence de ponte de ces dernières n'atteint pas son niveau normal.

En milieu stable, c'est-à-dire si l'évolution du nid est bloquée à un stade défini (par exemple par destruction systématique des larves), l'individu « qui devient stérile n'est ni expulsé, ni réduit à la subordination. Le développement ultérieur du guêpier implique alors l'abandon spontané du nid par la pondeuse principale dont la motivation reproductrice décline.

2° *Sociabilité.*

On a vu (chap. V et VII) que les caractères de la sociabilité varient fortement d'un individu à l'autre. Certains sujets, dits *sténocènes*, ne peuvent s'intégrer à un guêpier polygyne que sous certaines conditions rigoureuses. Dès l'origine, l'association polygyne implique donc une certaine *sélection*.

Il s'ensuit que la proportion des guêpiers hétérogènes est plus forte que ne le déterminerait la combinaison purement fortuite des caractéristiques individuelles. Le phénomène est très net au laboratoire : certaines associations constituées artificiellement ne peuvent pas subsister.

Dans la nature, on observe donc une ségrégation en groupes d'importance variable à mesure que les diverses femelles trouvent des conditions capables d'assurer leur intégration à un guêpier, que ce soit en prenant le rang de subordonnée ou de dominante (= *usurpation*).

3° *Complémentarité.*

Toutes les Guêpes, on l'a vu, ne possèdent pas un équipement éthologique complet; les diverses formes d'activité reproductrice sont très inégalement manifestées selon les sujets. Les *bonnes reproductrices*, aptes à toutes les activités liées à l'évolution normale du guêpier, ne sont pas les plus nombreuses. Or, seules de telles femelles peuvent réussir une fondation monogyne jusqu'à l'apparition des ouvrières.

La reproduction d'un sujet à équipement éthologique incomplet n'est possible que si ses déficiences (par exemple manque de motivation bâtisseuse, d'activité de chasse, etc.) sont compensées par l'activité de ses compagnes : le guêpier polygyne ne peut se développer que si les activités de ses divers membres sont complémentaires.

On conçoit aisément que cette hétérogénéité donne une allure très variable à la répartition des diverses activités dans le guêpier polygyne. La méconnaissance de cette particularité est à l'origine de beaucoup d'erreurs dans l'étude de la division du travail. Il y a lieu de distinguer avec soin la division du travail *de facto*, due aux qualités intrinsèques des sujets, de celle qui résulte d'une régulation sociale.

II. — FACTEURS EXTRINSÈQUES

Ils représentent l'influence du milieu extérieur. Nous en distinguerons ici deux catégories :

1° Facteurs éthologiques.

1° Cellules libres. — Ce facteur est, de loin, le plus important de ceux qui règlent les modalités pratiques revêtues par la monogynie fonctionnelle. Selon la capacité du nid (et la fécondité de la pondeuse principale), la ponte de l'auxiliaire peut s'établir à un niveau très variable (*cf.* fig. 8, chap. VI).

L'influence du nombre des cellules libres est d'autant plus impérieuse que l'activité constructrice est déficiente.

Tout événement de la vie du nid qui modifie le nombre des cellules libres peut affecter la ponte de l'auxiliaire, et donc les modalités de la monogynie fonctionnelle. Mais l'étude montre que ces modalités ne mettent pas en cause la différenciation fondamentale due à l'effet de groupe. Les variations de la ponte, chez l'auxiliaire, s'expliquent aisément, du fait que — comme sa compagne d'ailleurs — elle reste sensible aux divers facteurs éthologiques capables de l'influencer, même quand l'effet de groupe freine l'exercice de sa fécondité.

2° Couvain. Territoire de ponte. Oophagie. — Pour les mêmes raisons, ces facteurs influencent la ponte des auxiliaires (et de la pondeuse principale). Leur action, cependant, reste bien moins importante que celle des cellules libres; notamment, elle n'entraîne en général pas directement (1) des effets différentiels selon les individus.

2° Facteurs physiologiques.

1° Ovosorption. — Très intense chez l'auxiliaire, elle retentit peut-être sur le métabolisme de l'ovaire. Cette action expliquerait l'effet à terme; nous ne possédons cependant aucune preuve de son intervention.

(1) Certaines de ces actions stimulantes peuvent, indirectement, entraîner des effets différentiels. Ainsi, la stimulation due au couvain operculé retentit d'abord sur la ponte de la pondeuse principale quand les cellules libres sont en petit nombre.

2° ***Nutrition.*** — Nos résultats ne plaident pas en faveur de son intervention dans les modalités de la monogynie fonctionnelle; on ne peut cependant lui dénier absolument un rôle de *facteur limitant*.

En résumé, les modalités revêtues par la ponte à un instant donné apparaissent comme la résultante des divers facteurs énumérés. Le déterminisme fondamental — qui peut être masqué par l'interférence des autres facteurs — relève exclusivement de l'effet de groupe. Celui-ci se manifeste de façon sélective sur les comportements de ponte et d'oophagie; ses conséquences chez la subordonnée peuvent être représentées par une élévation de seuils de réponse correspondant à ces comportements. Le phénomène global fait intervenir une série de phénomènes autonomes, dont la variation indépendante assure à la monogynie fonctionnelle des aspects instantanés extrêmement variés.

Evolution de la ponte dans une société polygyne. — Elle est réglée par l'intervention successive des différents facteurs aux divers stades de l'évolution du Guêpier. On présente un cas de digynie primaire (*cf.* Introduction), correspondant à des sujets de fécondités moyennes.

— Dès le début de l'association, l'effet de groupe freine la ponte du sujet ω. De plus, lors de la fondation, le nombre des cellules libres est toujours faible; la différenciation des sujets est donc d'emblée maximale.

— L'éclosion des diverses couvées, par suite de l'*oophagie nutriciale* qu'elle déclenche, provoque la multiplication des cellules libres et, partant, un développement de la ponte, surtout apparent chez l'auxiliaire (*cf.* chap. VI, fig. 8). La différenciation des pontes offre donc une apparence moins stricte, jusqu'à ce que le gâteau se remplisse à nouveau.

— L'operculation entraîne rapidement une stimulation de la ponte pour les deux sujets. Cette influence stimulante, en fait, reste limitée, surtout pour l'auxiliaire, par le manque de cellules libres.

— L'effet à terme se fait généralement sentir peu après les premières operculations. Parfois joint à une moindre fécondité intrinsèque, il peut amener la stérilisation complète de l'auxiliaire avant l'apparition du premier imago-fille.

Les principales sources de variation dans la forme de cette évolution concernent les fécondités, le degré de la polygynie, la précocité de l'effet à terme et la rigueur de l'influence des cellules libres (liée à l'intensité de l'activité bâtisseuse).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° La ponte du Poliste est très sensible à l'influence du milieu extérieur; outre son action physiologique, celui-ci peut affecter la ponte par voie sensorielle périphérique.

Les diverses modalités d'une telle emprise *éthologique* montrent que la Guêpe n'exprime, normalement, pas la totalité de sa fécondité potentielle; l'ovaire produit plus d'œufs que la femelle n'en pond; certains dégénèrent sur place sans être expulsés, retenus à la base de l'ovaire par une inhibition. Ce frein physiologique peut être plus ou moins desserré par divers agents stimulants (territoire, couvain operculé...).

Un tel mécanisme, par inhibition et désinhibition, permet une réaction très rapide, immédiate, à une modification du milieu social; par contre, les divers facteurs stimulants — même en se combinant — ne peuvent élever la cadence journalière au-delà d'une valeur *limite*, correspondant au débit ovarien, variable suivant la température (Strambi, 1963).

Seule une action de nature physiologique peut augmenter la limite supérieure de la fécondité; on conçoit que ses effets ne soient pas immédiats.

2° Le comportement de ponte est formé d'une série de réactions élémentaires déclenchées, en un ordre strictement défini, par des stimulations spécifiques. Son déroulement normal aboutit au dépôt d'un œuf dans un alvéole apte à le recevoir (cellule libre). Nos résultats actuels nous suggèrent les conclusions suivantes :

— Fondamentalement, le comportement de ponte résulte d'une mise en charge initiale, d'origine humorale, parallèle à l'activité physiologique de l'ovaire, qui se traduit par la *motivation de ponte*. Les manifestations de celle-ci sont inhibées une grande partie du temps; une levée d'inhibition — réglée par divers facteurs internes et externes — permet le déclenchement d'une *phase de ponte* aboutissant à *l'oviposition*.

— Comme dans tout comportement, la succession des actes est étroitement commandée par deux facteurs :

La réception, à point nommé, de la stimulation significative appropriée, externe ou interne. L'exécution d'un acte suffit d'ordinaire à assurer l'apparition de la stimulation correspondant à l'acte suivant. L'enchaînement des situations stimulantes, qui découle de ce dispositif, serait, selon Rabaud (1949), à l'origine de l'enchaînement des actes. Cette explication nous paraît insuffisante; l'animal, nous semble-t-il, doit, en outre, être sensibilisé *successivement* aux diverses situations significatives.

Le passage par une série définie d'états réactionnels qui sensibilisent tour à tour l'animal aux diverses stimulations significatives; ses moda-

lités donnent son allure caractéristique au déroulement de la phase de ponte. Le fait primordial est le suivant : la réalisation d'un acte conditionne étroitement, mais ne suffit pas à déclencher le passage à l'acte suivant; *fondamentalement, le changement d'état réactionnel est d'origine interne.* Son déterminisme précis reste à élucider.

3° Les relations entre le fonctionnement de l'ovaire et le comportement reproducteur sont complexes. Quand l'ovaire est en période de repos (diapause ovarienne, épuisement physiologique...), le comportement reproducteur n'apparaît pas; mais un fonctionnement ovarien intense ne suffit pas à assurer la manifestation des diverses activités reproductrices. Il existe, à ce sujet, une forte variabilité interindividuelle, dont ne rendent pas compte les différences de fécondité.

Ainsi, certains sujets ont un équipement éthologique incomplet : diverses activités n'apparaissent pas. Totalement incapables de mener une vie reproductrice normale en l'absence de compagne, ils doivent s'intégrer à un guêpier préexistant pour exercer leurs fonctions.

En outre, certaines fondatrices, dites *sténocènes,* ne manifestent de comportement reproducteur qu'en présence de compagnes intégrées au guêpier. Ce besoin rigoureux de stimulations sociales, fréquent chez les Guêpes décrites par les auteurs comme *usurpatrices*, rappelle le parasitisme social observé dans le genre *Sulcopolistes.*

De telles différences intrinsèques contribuent à l'hétérogénéité des données de l'observation dans la société polygyne (1). La simple juxtaposition des potentialités individuelles assure déjà une certaine division du travail *de facto* (Rabaud, 1929; Deleurance, 1957); elle n'exclut cependant pas la possibilité d'une *régulation sociale.*

4° La vie commune au sein d'un guêpier implique, en outre, une différenciation des sujets aboutissant à une organisation du groupe social.

Cette différenciation concerne notamment deux activités :

— les relations sociales,

— la ponte.

D'autres comportements (et en particulier l'oophagie différentielle) sont également affectés.

— La cohabitation implique l'existence de comportements *complémentaires* lors des rencontres; ceux-ci révèlent une échelle de dominance étendue à l'ensemble de la société; quand deux Guêpes se contactent, l'une est toujours *dominante* et l'autre toujours *subordonnée.*

La différenciation des attitudes implique un changement profond d'état réactionnel pour la Guêpe qui devient subordonnée; elle répond dorénavant par une attitude de *soumission* à des ouvertures rituelles qui, auparavant, déclenchaient une réponse symétrique susceptible de tourner à l'agressivité.

Le passage d'un type de réponse à l'autre se fait à la suite d'un combat (parfois réduit à ses séquences initiales); l'évocation intense

(1) Elle est, pour une très large part, à l'origine des discordances entre auteurs.

et répétée de l'agressivité entraîne le développement d'une inhibition qui, plus ou moins tôt, s'oppose à son apparition. La soumission se déclenche alors, peut-être comme une réaction tout d'abord non spécifique à la violence des stimulations. Quoi qu'il en soit, elle se fixe d'emblée, par un mécanisme de type *empreinte* qui n'exclut pas un certain renforcement. On note ensuite une double généralisation de la valeur stimulante, d'une part à divers caractères de la compagne dominante et, d'autre part, aux ouvertures de même allure faites par d'autres Guêpes.

L'usage de termes empruntés à la Cybernétique nous a paru commode pour décrire certains aspects du phénomène.

— Après la différenciation, chaque animal est à l'origine d'un *effet de groupe* qui modifie profondément les états réactionnels. La modification porte, en particulier, sur la ponte et (pour la subordonnée) sur l'oophagie différentielle. L'effet de groupe est ici *différentiel*; ses conséquences varient selon la position sociale; ainsi la ponte de la dominante croît, celle de la subordonnée décroît.

Nous n'avons pu relier l'effet de groupe à une stimulation significative précise; en particulier, s'il implique une différenciation hiérarchique préalable, la scène de dominance n'en constitue pas le médiateur (*contra* Pardi).

Actuellement, l'effet sur la ponte nous paraît déclenché par la perception, chaque jour répétée, d'une situation stimulante dont un élément primordial est porté par la compagne. La forme de la stimulation serait la même pour les deux Guêpes; le *sens* de l'effet dépend de l'état réactionnel de chacune.

Modifiant dans des sens opposés les fécondités apparentes des divers sujets, l'effet de groupe représente la cause fondamentale de la *régulation monogynique*. Par cette *régulation sociale* (Grassé, 1952), le guêpier tend à se rapprocher de l'état d'une société formée d'une Reine unique accompagnée d'ouvrières. Agissant sur des animaux déjà différenciés, plusieurs facteurs indirects (tel le manque de cellules libres) peuvent accentuer la rigueur de la régulation monogynique, c'est-à-dire jouer sur ses modalités.

5° Nos résultats, en définitive, illustrent l'importance des phénomènes de comportement dans la vie de la société, et notamment dans les régulations sociales.

La société ne constitue pas seulement un milieu biologique où les animaux trouvent des conditions particulières. Les membres du guêpier ne sont pas simplement juxtaposés, mais ils interagissent *profondément* l'un sur l'autre (*contra* Rabaud, 1929). Outre les échanges de nourriture et des influences indirectes, la vie sociale implique une incessante transmission d'informations variées capables de déclencher des réactions spécifiques (du type *stimulus-réponse*), mais aussi d'affecter profondément la structure éthologique des animaux (*effet de groupe*), modifiant ainsi leurs réponses à diverses stimulations non portées par des compagnes.

BIBLIOGRAPHIE

Il ne saurait être question de donner une bibliographie exhaustive des divers problèmes étudiés dans ce mémoire; nous nous sommes borné à indiquer les travaux les plus importants, notamment ceux que l'on a cités dans le texte ou qui ont fourni une abondante liste bibliographique.

De plus, quelques ouvrages, marqués d'un astérisque (*), n'ont pu être consultés par nous; nous les connaissons par les sommaires donnés par d'autres auteurs.

Alexander (R. D.), 1961. — Aggressiveness, territoriality and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera Gryllidæ). *Behaviour*, **17**, 2-3, p. 130-223.

Allee (W. C.), 1942 *a*. — Group organization among Vertebrates. *Science*, **95**, p. 289-293. — 1942 *b*. Social dominance and subordination among Vertebrates. *Levels of integration in biological and social systems. Biological Symposia*, **8**, p. 139-162. — 1952. Dominance and hierarchy in societies of Vertebrates. *Structure et physiologie des sociétés animales. Coll. Int. C. N. R. S.*, **34**, p. 157-181.

André (Ed.), 1881. — Les Guêpes. In : Ed. André, *Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie*, Beaune.

Ashby (W. R.), 1951. — Les mécanismes cérébraux de l'activité intelligente. *Perspectives cybernétiques en Psychophysiologie*, Presses Universitaires de France, Paris, p. 1-13.

Baerends (G. P.), 1952. — Les sociétés et les familles de Poissons. *Structure et physiologie des sociétés animales. Coll. Int. C. N. R. S.*, **34**, p. 207-219. — 1959 *a*. Ethological Studies of Insect Behaviour. *Ann. Rev. Entom.*, **4**, p. 207-234. — 1959 *b*. The value of the concept « Releasing mechanism ». *Rep. Proc. XV^e Cong. Zool.*, London.

Banks (E.), 1956. — Social organization in red jungle fowl hens *(Gallus gallus)*. *Ecology*, **37**, 2, p. 239-248.

Beaumont (J. de), 1955. — Hyménoptères récoltés par une mission suisse au Maroc (1947). *Vespinæ, Polistinæ*. *Bull. Soc. Sc. Nat. et physiques du Maroc*, **34**, 2^e trim., p. 217-221. — 1958. Le parasitisme social chez les Guêpes et les Bourdons. *Mitteil. des Schweizer. Entom. Gesellsch.*, **31**, p. 2.

Beaumont (J. de) et Matthey, 1945. — Observations sur les Polistes parasites de Suisse. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **62**, p. 439-454.

Berland (L.), 1922. — Note sur un nid de *Polistes gallicus*. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 10^e s., **5**, p. 405-408. — 1928. Hyménoptères Vespiformes. II. *Faune de France*, **19**. Lechevallier, Paris. — 1939. *Les Guêpes*. Stock, Paris, 163 p. — 1942. Les Polistes de France. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, **101**, p. 135-148.

Berland (L.) et Grassé (P.-P.), 1951. — Superfamille des Vespoidea. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, **10**, 2, p. 1127-1174. Masson, Paris.

Bequaert (J.), 1923. — Vestigial pleometrosis in the North american *Polistes pallipes* Lepel. *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, **18**, p. 73-80.

Braddock (J. C.), 1949. — The effect of prior residence in the fish *Platipoecilus maculatus*. *Physiol. Zool.*, **22**, p. 161-169.

Brandt (H.), 1879. — Vergleichende anatomische Untersuchungen über das Nervensystem des Hymenopteren. *Horæ Societatis entomologicæ Rossicæ*, **14**, p. 1-20.

Brian (A. D.), 1952. — Division of Labour and foraging in *Bombus agrorum* Fab. *Journ. Anim. Ecol.*, **21**, 2, p. 223-240.

Brian (M. V.), 1958. — The Evolution of queen control in the social Hymenoptera. *Proc. Xth Intern. Cong. of Entom.*, **2**, p. 497-502.

Brian (M. V.) et Brian (A. D.), 1948. — Nest construction by queens of *Vespula silvestris* Scop. (Hym. Vesp.). *Ent. Monthl. Mag.*, **4**, 9, p. 193-198. — 1951. The wasp *Vespula sylvestris* Scopoli : feeding, foraging and colony development. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **102**, p. 1-170.

Buysson (R. du), 1903-1904. — Monographie des Guêpes ou *Vespa*. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, **72**, p. 260; **73**, p. 485.

Carpenter (C. C.), 1960. — Agressive behaviour and social dominance in the sex-lined race runner *(Cnemidophorus sexlineatus)*. *Anim. Behav.*, **8**, 1-2, p. 61-66.

Chauvin (R.), 1941. — Contribution à l'étude physiologique du Criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, **110**, p. 133-272. — 1956 *a*. *Physiologie de l'Insecte*, 2e édition, I. N. R. A., Paris, 916 p. — 1956 *b*. Les facteurs qui gouvernent la ponte chez la Reine d'Abeille. *Ins. Soc.*, **3**, 4, p. 499-504.

Collias (N. E.), 1943. — Statistical analysis of factors which make for success in initial encounters between hens. *Amer. Nat.*, **77**, p. 519-538. — 1944. Aggressive behaviour among Vertebrate animals. *Physiol. Zool.*, **17**, p. 83-123.

Cossa (P.), 1957. — *La Cybernétique*. Masson, Paris, 102 p.

Craig (W.), 1918. — Appetites and aversions as constituents of instincts. *Biol. Bull.*, **34**, 2, p. 91-107.

Darling (F.), 1952. — Social life in Ungulates. *Structure et physiologie des sociétés animales. Coll. Int. C. N. R. S.*, **34**, p. 221-245.

Deleurance (Ed.-Ph.), 1946. — Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les Polistes (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 871-872. — 1950. Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, **230**, p. 782-784. — 1952. Discussion *in* Pardi, 1952. — 1955 *a*. Contribution à l'étude biologique des Polistes (Hymen. Vesp.). II. Le cycle évolutif du couvain. *Ins. Soc.*, **2**, 4, p. 285-302. — 1955 *b*. L'influence des ovaires sur l'activité de construction chez les Polistes (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, **241**, p. 1073-1075. — 1956. Analyse du comportement bâtisseur chez *Polistes* (Hymen. Vesp.). L'activité bâtisseuse d'origine interne. *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Masson, Paris, p. 105-150. — 1957. Contribution à l'étude biologique des Polistes, I; L'activité de construction. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11e s., **19**, p. 91-222.

Diebschlag (E.), 1941. — Psychologische Beobachtungen über die Rangordnung bei der Haustaube. *Z. f. Tierpsychol.*, **4**, p. 173-188.

Durup (H.), 1957. — Une classification mathématique des rythmes biologiques fluctuants. *Mammalia*, **21**, 4, p. 420-429.

Engelmann (F.), 1957. — Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophæa Maderæ* Fabr. *J. Ins. Phys.*, **1**, p. 257-278. — 1959. The control of reproduction in *Diploptera punctata (Blattaria)*. *Biom. Bull.*, **116**, 3, p. 406-419. — 1962. Further experiments on the regulation of the sexual cycle in females of *Leucophæa maderæ (Blattaria)*. *Gen. and comp. Endocrin.*, **2**, 2, p. 183-192.

Faverge (J. M.), 1954. — *Méthodes statistiques en psychologie appliquée*. Presses Universitaires de France, Paris, 2 vol., 158 et 347 p.

Ferton (Ch.), 1901. — Association de Polistes pour la fondation des nids (Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs, 1re série). *Ann. Soc. Entom. Fr.*, **70**, p. 83-148. — 1923. *La vie des Abeilles et des Guêpes*. Chiron, Paris, 376 p.

Free (J. B.), 1955. — The behaviour of egg laying workers of bumblebee colonies. *Brit. Journ. Anim. Behav.*, **3**, 4, p. 147-153.

Fuzeau-Braesch (S.), 1961. — Le combat de Grillons tel qu'on le pratique en Chine : description, base de l'éducation, effet de groupe et aptitude au dressage. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **86**, 1, p. 157-162.

Gervet (J.), 1956. — Action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hymen. Vesp.). *Ins. Soc.*, **3**, 1, p. 159-176. — 1957 *a*. Variations de la fécondité chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, **244**, p. 130-133. — 1957 *b*. Sur le cycle journalier de ponte de *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, **244**, p. 246-249. — 1957 *c*. Sur la corrélation taille fécondité chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*,

245, p. 108-110. — 1962. Etude de l'effet de groupe sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Ins. Soc.*, **9**, 3, p. 231-263. — 1964 *a*. Essai d'analyse élémentaire du comportement de Ponte chez la Guêpe Poliste *P. Gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Ins. Soc.*, **11**, 1, p. 21-40. — 1964 *b*. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Ins. Soc.*, **11**, 4, p. 343-382.

Ginsburg, Benson et Allee (W. C.), 1942. — Some effects of conditioning in social dominance and subordination in inbred strains of mice. *Physiol. Zool.*, **15**, p. 485-506.

Grassé (P. P.), 1942. — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. biol.*, **76**, p. 347-382. — 1944. *Les Insectes et leur univers*. Confér. Palais de la découverte, Paris, 21 p. — 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia*, **2**, p. 77-82. — 1949. Ordre des Isoptères ou Termites. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Masson, Paris, **9**, p. 408-544. — 1950. Organisation des sociétés d'Oiseaux. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Masson, Paris, **15**, p. 748-756. — 1952 *a*. L'effet de groupe chez les Insectes. *Bull. Sect. Fr. Un. Intern. Et. Ins. Soc.*, **1**, 1, p. 32-39. — 1952 *b*. La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. *Structure et physiologie des sociétés animales. Coll. Int. C. N. R. S.*, **34**, p. 323-331. — 1956. La régulation des activités instinctives, considérée surtout chez les Insectes. *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Masson, Paris, p. 561-575. — 1958. L'effet de groupe sur l'animal et sur l'homme. *Journ. Psychol.*, p. 129-150.

Grassé (P. P.) et Noirot (Ch.), 1955. — La fondation de nouvelles sociétés par *Bellicositermes natalensis* Hav. *Ins. Soc.*, **2**, 3, p. 213-220.

*Guhl (A. M.), 1953. — The social behaviour of the domestic fowl. *Tech. Bull. Agric. exp. State., Kansas State College*, **48**.

Guhl (A. M.), Collias (N. E.) et Allee (W. C.), 1945. — Mating behaviour and the social hierarchy in small flocks of White Leghorns. *Physiol. Zool.*, **18**, p. 365-390.

Guhl (A. M.) et Portmann (L. L.), 1953. — Visual patterns in the recognition of individuals among chickens. *Condor*, **55**, p. 287-298.

*Guhl (A. M.) et Warren (D. C.), 1946. — Number of offspring sired by cockerels related to social dominance in chickens. *Poultry Science*, **25**, p. 460-472.

Guhl (A. M.), Warren (D. C.) et Payne (L. E.), 1944. — Number of progeny related to social position in a flock of chickens. *Anat. Rec.*, Suppl. **89**, p. 31 (Abstract).

Guiglia (D.), 1948. — Le Vespe d'Italia. *Mem. Soc. Entom. Ital.*, **27**, *fasc. suppl.* — 1957. Le Vespe d'Italia. Supplemento alla bibliographia. *Mem. Soc. Entom. Ital.*, **36**, p. 174-198.

Guiglia (D.) et Capra (F.), 1931. — Le *Polistes* Italiane. *Mem. Soc. Entom. Ital.*, **11**, p. 166-180.

Haubrich (R.), 1961. — Hierarchical behaviour in the South African clawed frog *Xenopus lævis* Daudin. *Anim. Behav.*, **9**, 1-2, p. 71-76.

Janet (Ch.), 1895 *a*. — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 9. Sur *Vespa crabro*. Histoire d'un nid depuis son origine. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **8**, p. 1-140. — 1895 *b*. Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 10. Sur *Vespa media, V. sylvestris* et *V. saxonica*. *Mém. Soc. Acad. de l'Oise*, **26**, p. 28-58. — 1895 *c*. Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 11. Sur *Vespa germanica* et *V. vulgaris*. Limoges. — 1902. *Anatomie du gaster de la Fourmi « Myrmica rubra »*. Georges Carré et Naud. Paris, 68 p. — 1903. *Observation sur les Guêpes*, Naud, Paris. — 1907. *Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la Reine de la Fourmi « Lasius niger »*; Ducourtieux et Gant, Limoges, 144 p.

Khalifa (A.), 1953. — Biological observations on *Polistes gallicus* L. and *P. fœderata* Kohl. with special reference to stylopisation. *Bull. Soc. Fouad I Entom.*, **37**, p. 371-404.

Le Masne (G.), 1952. — Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. *Structure et physiologie des sociétés animales. Coll. Int. C. N. R. S.*, **34**, p. 19-70.

Lison (L.), 1958. — *Statistique appliquée à la biologie expérimentale. La planification de l'expérience et l'analyse des résultats.* Gauthier Villars, Paris, 346 p.

Marchal (P.), 1896 *a*. — Observations sur les Polistes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **21**, p. 15-21. — 1896 *b*. La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. *Arch. Zool. Exp. et Gener.*, (3), **4**, p. 1-100. — 1897. La castration nutriciale chez les Hyménoptères sociaux. *C. R. Soc. Biol.*, p. 256. — 1912. *Notice sur les travaux scientifiques de* M. Paul Marchal. Firmin-Didot, Paris.

Masure (R. H.) et Allee (W. C.), 1934. — The social order in flocks of the common chicken and the pigeon. *Auk.*, **51**, p. 306-327.

Montagner (H.), 1963. — Contribution à l'étude du déterminisme des castes chez les Vespides. *C. R. Soc. Biol.*, **157**, 1, p. 147-149.

Montagner (H.) et Courtois (G.), 1963. — Données nouvelles sur le comportement alimentaire et les échanges trophallactiques chez les Guêpes sociales. *C. R. Acad. Sc.*, **256**, p. 4092-4094.

Morimoto (R.), 1953 *a*. — On the nesting sites of *Polistes chinensis antennalis* Perez. *Sc. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14**, 2, p. 235-245. — 1953 *b*. Nest construction by founding females of *Polistes chinensis antennalis* Perez. Studies on the social Hymenoptera of Japan, III. *Sc. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14**, 2, p. 247-249. — 1954 *a*. On the nest development of *Polistes chinensis antennalis* Perez. Studies on the social Hymenoptera of Japan, III. *Sc. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14**, 3, p. 337-353. — 1954 *b*. On the nest development of *Polistes chinensis antennalis* Perez II. Studies on the social Hymenoptera of Japan, IV. *Sc. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14**, 4, p. 511-522. — 1954 *c*. On the nest development of *Polistes chinensis antennalis* Perez, III. Relation between the removal of eggs and larvae from the nest and the oviposition of the founding female. Studies on the social Hymenoptera of Japan, V. *Sc. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14**, 4, p. 523-533. — 1959 *a*. On the nesting activity of the founding female of *Polistes chinensis antennalis* Perez, I. Studies on the social Hymenoptera of Japan, VI. *Sc. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, **17**, 2, p. 99-113. — 1959 *b*. On the nesting activity of the founding female of *Polistes chinensis antennalis* Perez, II. Studies on the social Hymenoptera of Japan, VII. *Sc. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, **17**, 2, p. 115-128. — 1960 *a*. Experimental Study of the Trophallactic Behavior in *Polistes* (Hymen. Vesp.). Studies on the social Hymenoptera of Japan, VIII. *Acta Hymenopterologica*, **1**, 2, p. 99-103. — 1960 *b*. On the social cooperation in *Polistes chinensis antennalis* Perez. Studies on the social Hymenoptera of Japan, IX, *Kontyû*, **28**, 3, p. 198-206. — 1960 *c*. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests, I. Studies on the social Hymenoptera of Japan, X. *Sc. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **18**, 2, p. 109-116. — 1960 *d*. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests, II. Studies on the social Hymenoptera of Japan, XI. *Sc. Bull. Fac. Agric., Kyushu Univ.*, **18**, 2, p. 117-132. — 1961 *a*. On the dominance order in *Polistes* wasps, I. Studies on the social Hymenoptera in Japan, XII. *Sc. Bull. Fac. Agr., Kuyshu Univ.*, **18**, 4, p. 339-351. — 1961 *b*. On the dominance order *in Polistes* waps. II. Studies on the social Hymenoptera of Japan, XIII. *Sc. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, **19**, 1, p. 1-17.

Pain (J.), 1961. — Sur la phérormone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. *Ann. Abeille*, **412**, p. 73-152.

Pardi (L.), 1940. — Ricerche sui Polistini. 1. Poliginia vera e apparente in *Polistes gallicus* L., *Atti del Soc. Toscana Sc. Nat.*, **49**, 4, p. 3-9. — 1941. Ricerche sui Polistini. 3. Ancora sulla poliginia iniziale di *Polistes gallicus* L. e sul comportamento delle femmine associate fino alla schiusa delle prime operaie. *Atti del Soc. Toscana Sc. Nat.*, **50**, 4, p. 3-15. — 1942. Ricerche sui Polistini, 5. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* L. *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, **14**, p. 1-106. — 1946. Ricerche sui Polistini. 7. La Dominazione

e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L., *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna,* **15**, p. 25-84. — 1947. Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei Polistes Gallicus (Untersuchungen über die Polistinen, n° 10). *Behaviour,* **1**, 2, p. 138-172. — 1951. Studio della attivita e della divisione di lavoro in una societa di *Polistes Gallicus* L. dopo la comparsa delle operaie (Ricerche sui Polistini, 12). *Arch. Zool. Ital.,* **36**, p. 365-431. — 1952. Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. *Structure et physiologie des sociétés animales, Coll. Int. C. N. R. S.,* **34**, p. 183-198.

Pardi (L.) et Cavalcanti (M.), 1951. — Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes Gallicus* L. *Boll. di Zool.,* **18**, p. 247-252.

Potter (J. H.) et Allee (W. C.), 1953. — Some effects of experience with breeds of *Gallus gallus* L. on behaviour of hens towards strange individuals. *Physiol. Zool.,* **26**, 2, p. 147-161.

Rabaud (E.), 1929. — Phénomène social et sociétés animales. *Bull. Biol.,* **63**, p. 377-388. — 1937. *Phénomène social et sociétés animales, Alcan,* Paris, Bibl. Philos. contemp., 321 p. — 1944. L'interaction des individus dans les sociétés animales. *Bull. Biol.,* **78**, p. 370-373. — 1949. *L'instinct et le comportement animal,* A. Colin, Paris, 2 vol., 224 et 208 p.

Rabb (R. L.), 1960. — Biological studies of *Polistes* in North Carolina (Hymen. Vesp.). *Ann. Entom. Soc. Amer.,* **53**, 1, p. 111-121.

Rau (Ph.), 1930. — Animosity and tolerance in several species of Polistes wasps. *Journ. of comp. Psych.,* **10**, p. 267-286. — 1931. The nesting habits of *Polistes rubiginosus* with special reference to pleometrosis in this and other species of *Polistes* wasps. *Psyche,* **38**, 4, p. 129-144. — 1939. The instinct of animosity and tolerance in queen *Polistes* wasps. *Journ. of comp. Psych.,* **27**, 2, p. 259-269. — 1941. The swarming of *Polistes* wasps in temperate regions. *Ann. Entom. Soc. Amer.,* **34**, p. 580-584.

*Réaumur (R. A. F. de), 1719. — Histoire des Guêpes. *Mém. Ac. Roy. Sc. de Paris,* p. 230-276. — 1734 à 1742. Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes.

Richards (O. W.), 1955. — *Les Insectes sociaux,* Stock, Paris, 230 p.

Richards (O. W.) et Richards (M. J.), 1951. — Observations on the social wasps of south America. *Trans. R. Ent. Soc. London,* **102**, 1, p. 1-170.

Roubaud (E.), 1916. — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Le genèse et l'évolution de l'instinct maternel chez les Guêpes. *Ann. Sc. Nat., Zool.,* 10e s., **1**, p. 1-160. — 1929. Caractère obligatoire de l'hibernation chez les Reines de Vespides annuels. Conséquences biologiques. *Bull. Soc. Entom. Fr.,* **34**, p. 83-84.

Russel (E. S.), 1937. — Sur le caractère rituel du comportement instinctif. *Journ. Psych.,* **34**, p. 341-352. — 1943. Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour. *Proc. Linn. Soc. London,* **154**, p. 195-216. — 1949. *Le comportement des animaux,* Payot, Paris, 232 p.

Ruttner (F.), 1961. — Die innervation der Fortpflanzungorgane der Honigbiene. *Z. bienenforsch.,* **5**, p. 253-266.

Sakagami (Sh.), 1954. — Occurrence of an agressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organisation of honeybees, *Ins. Soc.,* **1**, 4, p. 331-343.

Sakagami (Sh.) et Fukushima (K.), 1957 *a*. — *Vespa Dybowskii* as a facultative temporary social parasite. *Ins. Soc.,* **4**, 1, p. 1-12. — 1957 *b*. Reciprocal thieving found in *Polistes Fadwigae* Dalla Torre (Hymen. Vesp.). *Journ. Kansas Entom. Soc.,* **30**, p. 4.

*Sanctuary (W.), 1932. — A study in avian behaviour to determine the nature and persistency of the order of dominance in the domestic fowl and to relate thèse to certain physiological reactions. *Master's thesis Library of Massach. State College,* Amherst.

Schein (W.) et Fohrman (M. H.), 1955. — Social dominance relationships in a herd of dairy cattle. *Brit. Journ. anim. behav.,* **3**, 3, p. 45-55.

SCHEVEN (J.), 1958. — Beitrag zur Biologie des Schmarotzerfeldwespen *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimm., *S. Semenowi* F. Morawitz und *S sulcifer* Zimm. *Ins. Soc.*, **5**, 4, p. 409-437.

SCHNEIRLA (T. C.), 1952. — Basic correlations and coordinations in Insect Societies with special reference to Ants. *Structure et physiologie des sociétés animales. Coll. Intern. C. N. R. S.*, **34**, p. 247-267. — 1953. The army ant queen keystone in a social system. *Bull. Sect. Fr. Un. Intern. Et. Ins. soc.*, **1**, 3-4, p. 29-40.

SHAUMAR (N.), 1963. — Première étude approfondie du système nerveux abdominal chez les Hyménoptères parasites Ichneumonidae. *C. R. Acad. Sc.*, **257**, p. 769-771.

SNEDECOR (G. W.), 1948. — *Statistical methods applied to experiments in Agriculture and biology*. Iowa State College Press, Ames, Iowa. 4e édit., 3e impr.

STEINER (A.), 1962. — Etude du comportement prédateur d'un Hyménoptère Sphégien : *Liris nigra* V. d. l. (= *Notogonia pompiliformis* Pz). *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e s., **4**, p. 1-126.

STRAMBI (A.), 1962 *a*. — L'influence décisive du facteur hygrométrie dans l'écologie de la Guêpe *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.) en diapause, *C. R. Acad. Sc.*, **254**, p. 4375-4377. — 1962 *b*. Sur le fonctionnement de l'ovaire chez la Guêpe Poliste. Détermination du temps de croissance ovocytaire (*Polistes gallicus* L. et *P. Nimpha* Christ), *C. R. Acad. Sc.*, **255**, p. 2012-2014. — 1963. Action différentielle de la température sur le débit ovarien et la ponte chez la Guêpe Poliste (*Polistes gallicus* L. et *Polistes nimpha* Christ, Hyménoptères Vespides). *C. R. Acad. Sc.*, **256**, p. 5642-5643.

THOMPSON (M. E.), 1960. — A two factor theory of inhibition. *Psych. Rev*, **67**, 3, p. 200-206.

THÉODORIDES (J.), 1959. — Réaumur et les Insectes sociaux. *Janus*, **48**, 1-2, p. 62-76.

TINBERGEN (N.), 1939. — On the analysis of social organization among Vertebrates, with special reference to Birds. *Amer. Midl. Natural.*, **21**, p. 210-234. — 1953. *L'étude de l'instinct*, Payot, Paris, 308 p.

WALTER (W. G.), 1951. — Aspects de l'électrophysiologie des mécanismes mentaux. *Perspectives cybernétiques en psychophysiologie*, Presses Universitaires de France, Paris, p. 14-23.

WHEELER (W. M.), 1926. — *Les sociétés d'Insectes. Leur origine, leur évolution*. Doin, Paris, 468 p.

WIGGLESWORTH (V. B.), 1950. — *The Principles of Insect physiology*, Methuen, London, 544 p.

WOOD-GUSH (D. G. M.), 1955. — The behaviour of the domestic chicken, a review of the literature. *Brit. J. Anim. Behav.*, **3**, 2, p. 45-55.

YOSHIKAWA (K.), 1954. — Ethological Studies of *Polistes* wasps. I. on the nest evacuation. *Journ. Instit. Polytech., Osaka city Univ.*, **5**, p. 9-17. — 1955. A Polistine colony usurped by a foreign queen. Ethological studies of *Polistes* wasps. II. *Ins. Soc.*, **2**, 3, p. 255-260. — 1956. Compound nest experiments in *Polistes fadwigae* Dalla Torre. Ethological studies of *Polistes* wasps. IV. *Journ. Instit. Polytechn., Osaka city Univ.*, Sec. D, **7**, p. 229-243. — 1957. A brief note on the temporary polygyny in *Polistes fadwigae* Dalla Torre, the first discovery in Japan. Ecological Studies of *Polistes wasps*. III, *Mushi.*, p. 37-39. — 1962. Introductory Studies on the Life Economy of Polistine wasps. I. Scope of problems and consideration on the solitary stage. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, **15**, p. 3-27. II. Superindividual stage. 1. Incipient behaviours., *Jap. Journ. Ecol.*, **12**, 5, p. 187-190. VI. Geographical distribution and its Ecological Significances. *Journ. of Biol. Osaka City Univ.*, **13**, p. 19-43. VII. Comparative consideration and phylogeny. *Journ of Biol. Osaka City Univ.*, **13**, p. 44-63.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

L'OOPHAGIE DIFFÉRENTIELLE CHEZ LA FONDATRICE DE POLISTES GALLICUS *L. (HYMÉN. VESP.)*

Vu et approuvé :

Paris, le 20 octobre 1964.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc Zamansky.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean Roche.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 1er trim. 1965. N° d'ordre : 648.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 1er trim. 1965. N° d'ordre : 4131.
(Printed in France.)